1726

MOHAMED LARAÏCHI

ETUDE BIOLOGIQUE ET ECOLOGIQUE DES OOENCYRTUS

1976

THESE DE DOCTORAT ES SCIENCES (PARIS)

UNIVERSITE DE PARIS SUD

THESE DE DOCTORAT ES SCIENCES NATURELLES

PRESENTEE PAR

MOHAMED LARAÏCHI

INGENIEUR AGRONOME

SUJET ETUDE BIOLOGIQUE ET ECOLOGIQUE DES OOENCYRTUS, PARASITES OOPHAGES, EN VUE DE LEUR UTILISATION AU MAROC DANS LA LUTTE INTEGREE CONTRE LES PUNAISES DES BLES

SOUTENUE LE 6 - 11 1976 DEVANT LA COMMISSION D'EXAMEN

M[r] BERGERARD	:	PRESIDENT
M[r] LE BERRE	:	EXAMINATEUR
M[r] JOURDHEUIL	:	RAPPORTEUR
M[r] RAMADE	:	EXAMINATEUR
M[r] DEJARDIN	:	EXAMINATEUR

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

بسم الله الرحمن الرحيم والصلاة والسلام على سيدنا محمد
وعلى آله وصحابته أجمعين ولا حول ولا قوة إلا بالله العلي
العظيم. سبحانك لا علم لنا إلا ما علمتنا إنك أنت العليم الحكيم

قال الله تعالى في كتابه العزيز

وأوحى ربك إلى النحل أن اتخذي من الجبال بيوتا ومن الشجر
ومما يعرشون ثم كلي من كل الثمرات فاسلكي سبل ربك ذللا
يخرج من بطونها شراب مختلف ألوانه فيه شفاء للناس
إن في ذلك لآية لقوم يتفكرون

صدق الله العظيم

- AVANT-PROPOS -

==========

Le présent travail, réalisé à l'Ecole Nationale d'Agriculture de Meknès, a été effectué sous la direction de Monsieur le Professeur Le Berre de la Faculté des Sciences de Paris VI, dont nous ne saurions oublier les précieux conseils et la confiance sans égale qu'il nous a toujours témoignée. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de notre respectueuse et profonde reconnaissance.

Nous avons une dette de gratitude particulière envers Monsieur Voegelé, alors Chef du Laboratoire de Campagne de la Direction de la Recherche Agronomique, aujourd'hui Maître de Recherche à la Station de Zoologie et de Lutte Biologique d'Antibes, pour nous avoir proposé ce sujet de recherche et fait bénéficier de toute sa compétence. Nous le prions de croire à toute notre estime et à notre fidèle attachement.

Notre reconnaissance va également à Monsieur Jourdheuil, Directeur de la Station de Zoologie et de Lutte Biologique d'Antibes, pour l'intérêt qu'il a constamment porté à notre travail et le temps précieux qu'il a bien voulu consacrer à son analyse critique.

Monsieur Remaudière, Chef du Service de Parasitologie Végétale de l'Institut Pasteur, a toujours suivi nos recherches avec un intérêt bienveillant et fait part de toutes ses suggestions et remarques éclairées. Nous le prions de bien vouloir accepter nos sincères remerciements.

Que Monsieur Dejardin, Chef du Service de Biométrie de l'ORSTOM, veuille bien trouver ici l'expression de notre reconnaissance pour toute l'aide qu'il nous a apportée dans l'interprétation statistique de nos résultats.

Nous exprimons notre déférente gratitude à Monsieur Bergerard, et à Monsieur Ramade, Professeurs à la Faculté des Sciences de Paris VI, pour l'honneur qu'ils nous font de participer à ce jury.

Nos remerciements vont également à Monsieur Steffan du Museum National d'Histoire Naturelle à Paris qui nous a initié à la systématique des Ooencyrtus et à Madame Ritter du Service de Documentation de la Station de Zoologie et de Lutte Biologique d'Antibes qui a eu l'obligeance de nous procurer un certain nombre d'articles et de références bibliographiques.

Notre gratitude va particulièrement à Monsieur Abouyoub, Directeur de l'Ecole Nationale d'Agriculture de Meknès, pour toute l'aide morale et matérielle qu'il nous a accordée.

Nous n'oublierons pas non plus de remercier MM. Hamidouch et Sekkat, adjoints techniques, et M. Histane, assistant de laboratoire, pour leur très précieuse collaboration.

S O M M A I R E

INTRODUCTION

I - LE PROBLEME DES PUNAISES DES CEREALES 2

A - Systématique et distribution géographique des Aelia et des Eurygaster 2

B - Nature des dégats 6

C - Cycle évolutif des Aelia au Maroc 7

1) L'hivernation 7

a. Cas d'Aelia cognata 7

b. Cas d'A. germari 8

c. Cas d'A. acuminata 8

2) Migration des lieux d'hivernation vers les plaines céréalières 8

3) Cycle de développement en plaine 9

4) L'estivation 10

D - Ennemis naturels des Aelia et des Eurygaster 10

II - BUT DE L'ETUDE 20

CHAPITRE I : SYSTEMATIQUE, DISTRIBUTION ET SPECIFICITE PARASITAIRE DES OOENCYRTUS 22

I - SYSTEMATIQUE DES OOENCYRTUS 22

A - Notion d'espèce 22

B - Position systématique du genre Ooencyrtus 28

II - REPARTITION GEOGRAPHIQUE ET HOTES 31

III - LES OOENCYRTUS DU BASSIN MEDITERRANNEEN 37

IV - SPECIFICITE PARASITAIRE 49

A - Les facteurs de spécificité parasitaire 49

B - Spécificité parasitaire des Ooencyrtus 52

CHAPITRE II : TECHNIQUES D'ETUDE ET METHODES D'ELEVAGE 58

I - TECHNIQUE D'ELEVAGE D'A. COGNATA 58

A - Elevage des larves 58

B - Elevage des adultes 59

II - TECHNIQUE D'ELEVAGE DE S.LYNCEUM 60

A - Elevage des larves 60

B - Elevage des adultes 61

III - TECHNIQUE D'ELEVAGE DE G. SEMIPUNCTATA 61

A - Elevage des larves 61

B - Elevage des adultes 61

1) Influence du blé vert sur la fécondité de G. semi-punctata 63-64

2) Influence du blé vert sur la longévité de G. semipunctata 65

3) Influence du blé vert sur le rendement quotidien en pontes de G. semipunctata 66

IV - TECHNIQUE D'ELEVAGE DES PARASITES OOPHAGES 67

A - Elevage des souches 67

B - Elevages individuels 67

CHAPITRE III : DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET POST-EMBRYONNAIRE ... 68

I - DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE 68

A - Technique d'étude 68

B - Description de l'oeuf 69

C - Quelques étapes du développement embryonnaire d'O. fecundus 70

II - DEVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE 74

A - Technique d'étude 74

B - Larve du premier stade 75

C - Larve du deuxième stade 76

D - Larve du troisième stade 78

E - Larve du quatrième stade 78

F - Prénymphe 80

G - Nymphe 81

H - Physiologie de la respiration des larves d'Encyrtidae 82

III - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE DEVELOPPEMENT 90

IV - CROISSANCE LARVAIRE 94

A - Longueur totale du corps 95

B - Largeur maximale du corps 97

V - MORTALITE EMBRYONNAIRE ET POST-EMBRYONNAIRE A DES TEMPERATURES COMBINEES AVEC DIFFERENTES HUMIDITES 99

A - Influence de l'humidité relative sur la proportion de mortalité dans l'oeuf-hôte 99

B - Influence de la température sur la proportion de mortalité dans l'oeuf-hôte 105

CHAPITRE IV : CYCLE BIOLOGIQUE ANNUEL 111

I - HIVERNATION 111

A - Hivernation au stade préimaginal 112

B - Hivernation au stade imaginal 116

II - NOMBRE THEORIQUE DE GENERATIONS ANNUELLES 119

A - Nombre de générations pour l'année 1972-1973 120

B - Nombre de générations pour l'année 1973-1974 122

CHAPITRE V : POTENTIEL REPRODUCTEUR 124

I - DESCRIPTION DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR FEMELLE 124

II - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE POTENTIEL REPRODUCTEUR 125

A - Variations de la fécondité en fonction de la température à laquelle sont soumises les femelles 128

1) Influence des températures constantes 128

2) Influence des températures alternées 142

B - Variations de la fécondité en fonction de la température de développement préimaginal 145

C - Discussion et conclusions 149

III - INFLUENCE DE LA PHOTOPERIODE SUR LA FECONDITE 156

IV - INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES SUR LA FECONDITE ... 166

V - INFLUENCE DE L'ALIMENTATION SUR LA FECONDITE 170

VI - INFLUENCE DE L'EFFET DE NOMBRE SUR LA FECONDITE 181

VII - INFLUENCE DE L'HOTE SUR LA FECONDITE 183

A - Influence de l'hôte d'origine 184

B - Influence de l'hôte parasité 185

C - Essai d'accoutumance à l'hôte 192

D - Conclusions et discussion 198

VIII - INFLUENCE DU SUPERPARASITISME SUR LA FECONDITE 201

IX - INFLUENCE DE LA DENSITE RELATIVE DE L'HOTE SUR LA FECONDITE 206

X - INFLUENCE DE LA REPARTITION DE L'HOTE DANS LE TEMPS SUR LA FECONDITE 210

A - Influence de la durée de la présence quotidienne de l'hôte 210

B - Influence de la présence irrégulière de l'hôte 213

C - Influence de la date d'introduction du premier hôte 215

D - Conclusions et discussion 217

CHAPITRE VI : INFLUENCE DES FACTEURS ABIOTIQUES SUR LA LONGEVITE . 222

I - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE 223

A - Variations de la longévité en fonction de la température à laquelle sont soumises les ♀ 223

1) Influence des températures constantes 223

2) Influence des températures alternées 235

B - Variation de la longévité en fonction de la température de développement préimaginal 236

C - Conclusions et discussion 239

II - INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES 244

III - INFLUENCE DE L'ALIMENTATION 250

CHAPITRE VII : INFLUENCE DE L'HOTE SUR LE COMPORTEMENT DE PONTE .. 255

I - DECOUVERTE DE L'HOTE 255

A - Généralités 255

B - Mise en évidence d'un stimulus olfactif in vitro .. 258

C - Importance du stimulus olfactif en plein champ 260

D - Conclusion 263

II - SELECTION ENTRE HOTES D'AGES DIFFERENTS 264

III - ETUDE DU SUPERPARASITISME 266

A - Pouvoir de discrimination 266

B - Influence de la densité relative de l'hôte sur le superparasitisme 269

C - Influence de l'effet de nombre sur le superparasitisme 273

IV - ETUDE DE L'HYPERPARASITISME 276

CHAPITRE VIII : COMPETITION INTRA ET INTERSPECIFIQUE 283

I - COMPETITION INTRASPECIFIQUE 283

II - COMPETITION INTERSPECIFIQUE .....

A - Compétition entre les trois espèces d'Ooencyrtus .. 287

B - Compétition entre Ooencyrtus et Asolcus 290

C - Compétition entre Ooencyrtus et Trissolcus 292

III - DISCUSSION ET CONCLUSIONS 294

CHAPITRE IX : INTERACTIONS HOTE-PARASITE 298

I - ACTIONS DE L'HOTE SUR LE PARASITE 298

A - Influence de l'espèce hôte sur la taille du parasite 298

B - Influence de l'espèce hôte sur la durée de développement du parasite 299

II - ACTIONS DU PARASITE SUR L'HOTE 301

CHAPITRE X : DETERMINISME DU SEXE 303

I - GENERALITES 303

II - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LA SEX-RATIO DE O. FECUNDUS 309

A - Influence des températures constantes 309

B - Influence des températures alternées 321

C - Conclusions et discussion 327

III - INFLUENCE DU SUPERPARISITISME SUR LA SEX-RATIO DE O. NIGERRIMUS 328

IV - INFLUENCE DU NOMBRE D'ACCOUPLEMENTS DES MALES SUR LA SEX-RATIO DE O. NIGERRIMUS ET O. TELENOMICIDA 321

V - INFLUENCE DES SAISONS SUR LA SEX-RATIO DES OOENCYRTUS . 333

CHAPITRE XI : UTILISATION DES OOENCYRTUS DANS LA LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE LES AELIA 335

I - ANALYSE DU PARASITISME NATUREL DES AELIA 335

II - ESSAI DE LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE A. GERMARI 339

A - Dispositif expérimental 340

B - Résultats 343

C - Conclusion 345

RESUME ET CONCLUSION GENERALE 446

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 354

I N T R O D U C T I O N

Les cultures de Céréales panifiables d'Afrique du Nord et d'Asie subissent fréquemment les attaques de diverses espèces de Pentatomides et Scutellerides qui appartiennent surtout aux genres Aelia FABRICIUS et Eurygaster LAPORTE. Les surfaces emblavées infestées sont souvent très étendues et les dégats considérables. JOURDAN estime à 100 000 ha la superficie de blé tendre envahie au Maroc en 1955. En Iran, lors des années de grave infestation, 20 % des surfaces de blé, soit environ un million d'hectares, ont un rendement diminué de 40 à 80 % (SAFAVI, 1968). En Algérie, BENSEBBANE (1973) signale, pour l'année 1961, une attaque s'étendant sur 200 000 ha, avec une quantité de grains inutilisables estimée à 1 590 000 quintaux.

Notre étude s'inscrivant dans le cadre de la recherche d'une lutte rationnelle contre les Punaises des Céréales, un rappel des principales connaissances acquises sur les Aelia et les Eurygaster s'avère donc nécessaire.

I - LE PROBLEME DES PUNAISES DES CEREALES :

A) Systématique et distribution géographique des Aelia et des Eurygaster :

Il existe actuellement une quinzaine d'espèces connues du genre Eurygaster dans la Région Paléarctique (voir tableau synoptique donné par VOJDANI, 1954) parmi lesquelles seules E. integriceps PUT., E. maura L., E. austriaca SCHRK. et E. hottentota F. sont signalées comme nuisibles.

Le tableau 1 qui précise la distribution géographique de ces quatre espèces, indique pour E. maura une aire de répartition très vaste englobant l'Afrique du Nord, l'Europe et l'Asie. E. integriceps semble, au contraire, confinée en Asie, tandis qu'E. austriaca se rencontre surtout en Afrique du Nord et en Europe. A. hottentota, quant à elle, est essentiellement localisée dans le Bassin Méditerranéen.

Le genre Aelia est représenté essentiellement par une douzaine d'espèces (voir clef de détermination donnée par BATZAKIS, 1974) : A. cognata HAHN, A. germari KUST., A. rostrata BOH., A. acuminata L., A. virgata KLUG., A. melanota FIEB, A. furcula FIEB, A. klugi HAHN, A. sibirica REUT., A. turanica HOW., A. albovittata FIEB, et A. notata REY.

Toutes ces espèces ne sont pas également nuisibles et aussi largement réparties. A. acuminata est celle qui présente la plus vaste distribution puisqu'elle se rencontre aussi bien en Afrique du Nord qu'en Europe ou en Asie (tableau 2). Elle est cependant nettement moins nocive que les trois espèces migratrices : A. germari, A. cognata et A. rostrata. Cette dernière manifeste une affinité asiatique et européenne contrairement aux deux premières qui sont surtout localisées dans le Bassin Méditerranéen.

Au Maroc, l'utilisation des caractères du squelette génital interne (VOEGELE, 1950) a permis de reconnaître l'existence des trois espèces A. germari, A. cognata et A. acuminata, mais seules ces deux dernières sont dangereuses, leurs dégâts étant nettement supérieurs à ceux déterminés par les Eurygaster.

Ces trois espèces se distribuent principalement dans les zones céréalières à cultures extensives associées à l'élevage. A l'intérieur de cette aire de répartition, les plus fortes pullulations sont relevées dans les zones relativement humides : la plaine irriguée par l'oued Sebou et ses affluents, au printemps ; les Moyen et Haut Atlas, en été, automne et hiver.

Tableau 1 - Distribution géographique des principales espèces du genre Eurygaster.

Pays	E. integriceps	E. austriaca	E. maura	E. hottentota
I.AFRIQUE DU NORD				
Maroc		Jourdan,1936	Voegelé,1960	Voegelé,1960
Algérie		Bensebbane,1973	Bensebbane,1973	Bensebbane,1973
Tunisie		Pagliano,1934	Vojdani,1954	Vojdani,1954
II.EUROPE				
Angleterre		Vojdani,1954	Vojdani,1954	
Portugal		Almeida,1936	Vojdani,1954	
Espagne		Canizo,1935	Vojdani,1954	Vojdani,1954
France		Dupuis,1949	Brown & Eralp,1962	Vojdani,1954
Belgique		Vojdani,1954	Vojdani,1954	
Italie	Servadei,1967	De Robertis,1967	De Robertis,1967	Servadei,1967
Suisse		Defago,1936	Defago,1936	
Allemagne		Vojdani,1954	Vojdani,1954	
Autriche		Bullmann & al,1958	Bullmann & al,1958	
Pologne			Strawinski,1960	
Tchécoslovaquie			Vojdani,1954	
Hongrie		Benedek,1971	Benedek,1971	Vojdani,1954
Yougoslavie		Tadic,1970	Tadic,1970	
Grèce		Vassiliou & al,1960	Vassiliou & al,1960	Vojdani,1954
Bulgarie	Grigorov,1959	Grigorov,1959	Grigorov,1959	Vojdani,1954
Roumanie		Bàrbelescu,1967	Bàrbelescu,1967	
Finlande				
Norvège			Vojdani,1954	
Suède			Vojdani,1954	
URSS	Polivanova,1957	Viktorov,1962	Peredel'skii,1950	Vojdani,1954
III.ASIE				
Turquie	Alkan,1952		Brown & Eralp,1962	Vojdani,1954
Liban	Logothetis,1956			
Syrie	Talhouk,1951		Vojdani,1954	
Irak	Logothetis,1956			
Jordanie	Brown & Eralp,1962			
Israel	Brown & Eralp,1962			
Iran	Logothetis,1956		Brown & Eralp,1962	
Afghanistan	Logothetis,1956			
Pakistan	Abbas & al,1961			
Inde			Vojdani,1954	
Chine			Vojdani,1954	

B) Nature des dégâts :

La nature des dégâts est variable suivant l'emplacement de la piqûre :

Au niveau des tissus foliaires, l'attaque se traduit par une nécrose suivie d'un jaunissement et d'un desséchement de la feuille.

L'attaque sur tige a lieu généralement lorsque l'épi est encore dans le fourreau. La punaise enfonce ses stylets à proximité du dernier noeud et injecte sa salive toxique qui provoque une torsion des vaisseaux conducteurs et empêche la sève de passer. Il s'ensuit la formation d'un épi blanc avec glumes bien constituées mais sans graines. Ce type de dégât coïncide le plus souvent avec la prise d'alimentation prénuptiale, c'est-à-dire à une époque de l'année où les punaises se regroupent pour copuler avant de se disperser et pondre. Dans ces lieux de regroupement 1 à 2 épis sur 3 sont parfois perdus.

Sur les grains, l'aspect des dégâts est variable selon le moment de l'attaque.

Lorsque les grains sont au stade laiteux tout leur contenu est vidé. Au stade de la maturité, à l'emplacement de la piqûre, se forme une tache blanchâtre, déprimée, de 2 à 3 mm de diamètre, et qui correspond à l'altération de l'assise protéique (cellules à aleurones) sous l'effet des diastases protéolytiques contenues dans la salive de l'insecte. Des analyses de blé "punaisé" effectuées par MIEGE (1934) ont montré, par rapport au témoin, une diminution de l'azote total et une augmentation de l'azote soluble ; par contre, les matières minérales et les matières grasses ne sont pas changées. L'auteur note par ailleurs une rupture au niveau du rapport gluténine/gliadine dont la modification retentit sur les propriétés du gluten, qui perd alors son pouvoir de gonflement et de rétention. La farine issue d'un tel blé "punaisé" voit ses qualités boulangères altérées, avec chute

importante de l'indice de panification. D'après LOEB(1936) 1,5 à 2 % de grains "punaisés" dans un lot de blé sain suffisent à le rendre inutilisable pour la boulangerie et la consommation humaine.

Bien que la régénération partielle des farines soit actuellement possible par adjonction de 1,4 cc d'acide acétique et 6 g de phosphate monocalcique pour 2 kg de farine (LOISIL et LE MOAL, 1961), les dégâts restent très importants. Ces dégâts se traduisent d'autre part par une baisse du poids spécifique qui peut passer de 80 à 50 kg à l'hectolitre et par une réduction d'environ 10 % de la faculté germinative des grains parasités.

C) Cycle évolutif des Aelia au Maroc :

Le cycle évolutif des Aelia que nous allons retracer essentiellement à la lumière des travaux de VOEGELE (1970), comporte 4 phases : l'hivernation, la migration vers les plaines céréalières, le développement en plaine et l'estivation.

1) L'hivernation :

Les Aelia subissent, dans les conditions marocaines, un arrêt de développement pouvant varier avec les années de 2 à 7 mois. Les lieux d'hivernation diffèrent d'une espèce à l'autre.

a) Cas d'Aelia cognata :

Trois sortes de lieux, étagés du Moyen Atlas au Haut Atlas, peuvent être distingués :

- Des lieux inférieurs à 1 000 m d'altitude.

Les punaises viennent généralement se réfugier le long des brise-vents et des lisières de forêts, et s'abritent sous les feuilles mortes d'Eucalyptus groupées autour des touffes de graminées sèches. Les graminées des talus et le Doum (Chamaerops humilis L.) situés à flanc de coteau, peuvent constituer également des abris favorables.

- Des lieux compris entre 1 000 et 2 000 m d'altitude.

Trois types principaux de paysages peuvent être distingués : les clairières de cédraie du Moyen Atlas, les bordures des parcelles cultivées de la plaine de la Haute Moulouya et les premiers contreforts du Haut Atlas.

- Des lieux supérieurs à 2 000 m.

L'aspect de ces lieux est celui des garrigues à xérophytes épineux. Toutes les plantes refuges ont un même aspect, celui de coussinets hémisphériques épineux.

b) Cas d'Aelia germari :

Les lieux d'hivernation se répartissent pour cette espèce dans quatre zones très différentes : le Rif, la partie orientale du Moyen Atlas, la région de Debdou-Jerrada et la région d'Irrhem n'Ougdal (2 400 m) au sud du col du Tizi n'Tichka dans le Haut Atlas occidental.

c) Cas d'Aelia acuminata :

Cette espèce hiverne à proximité des lieux de cultures des céréales et se réfugie sous les graminées sèches et les feuilles mortes d'arbres divers (Eucalyptus, Pommiers, Frênes, Casuarina, Oliviers).

2) Migration des lieux d'hivernation vers les plaines céréalières :

Les Punaises des Céréales quittent leurs refuges et rejoignent les emblavures dès que la température maximale atteint, pendant plusieurs jours consécutifs, 20° dans les lieux où elles hivernent. L'écart entre les dates d'envol d'une année à l'autre peut atteindre près de deux mois. En 1974, une prospection effectuée le 28 mars à Debdou nous a permis d'assister au départ des premiers essaims d'Aelia germari vers les plaines céralières.

Le Chergui, vent chaud de secteur Est à Sud, peut jouer le rôle d'agent vecteur vis-à-vis des Aelia. Il existerait cependant un déterminisme directionnel non encore précisé.

Les distances de vol peuvent être de l'ordre d'une centaine de kilomètres. Aelia germari envahit surtout les emblavures du Maroc Oriental (Tissa, Taza, Oujda) et du Maroc nord (Gharb), tandis que A. cognata se rencontre dans tout le Moyen Atlas et dans les plaines et collines qui le bordent (plaines de Meknès, d'Itzer, de Tiflet, collines de l'Oued Beht et de Khémisset). Quant à A. acuminata, elle n'effectue que des vols de faible amplitude (de l'ordre de 50 m) et n'est trouvée que dans les champs de blé situés en bordure des lieux où elle s'est réfugiée pendant l'hiver.

3) Cycle de développement en plaine :

Les punaises, après leur migration, se regroupent tout d'abord dans les parcelles de blé tendre les plus précoses et les plus exposées au soleil. Il semblerait que les punaises soient attirées par la couleur vert foncé de ces blés précoces. L'activité trophique dans ces lieux de regroupement est intense. Les dégâts sont par ailleurs aggravés par le fait qu'après chaque repas, la punaise abandonne l'épi pour en prendre un autre.

Les accouplements ont lieu lorsque la température au niveau des épis dépasse 24°. Après s'être accouplées les femelles se dispersent. Cette dispersion favorise les punaises pour deux raisons. Elle rend plus aléatoire la probabilité de rencontre des parasites oophages avec leurs oeufs et évite un effet de surpopulation qui diminue la fécondité, non seulement des parents, mais également de leur descendance.

Les pontes sont déposées de préférence sur des supports étroits : barbes des épis, face inférieure des feuilles sèches, chaume, tiges de plantes adventices, comme le Cynodon dactylon PERS. et, en cas de pullulation, sur les terres

nues, dans les fissures des sols argileux. Chaque ponte comporte 12 oeufs disposés en 2 rangées parallèles de 6 oeufs.

Suivant la température, la durée d'incubation peut varier de 6 à 20 jours. L'éclosion des larves d'une même ponte a lieu presque simultanément. A leur naissance, les larves nouveau-nées restent rassemblées autour de la ponte et ne se dispersent que le deuxième jour de leur éclosion. Le développement préimaginal comporte cinq stades larvaires et demande un mois environ à 25°.

Le nombre de générations est régi par le climat qui détermine les dates d'engourdissement et de réveil dans les lieux d'hivernation. Il peut y avoir ainsi de 1 à 3 générations selon les années.

4) L'estivation :

Après la moisson, les punaises abandonnent les plaines céréalières et migrent vers des zones à plus grande altitude où elles envahissent des champs dont la moisson n'a pas encore été faite ou des prairies de graminées. Une intense activité copulatrice est généralement manifestée dans ces lieux d'estivation.

Au fur et à mesure que la siccité de l'air augmente et que les passages des troupeaux suppriment le couvert en graminées, les punaises poursuivent progressivement leur migration en altitude. Au début de l'automne, presque toutes les punaises se retrouvent ainsi à plus de 1 200 m d'altitude et entrent progressivement en diapause. Elles recherchent des plantes abris et s'y réfugient.

D) Ennemis naturels des Aelia et des Eurygaster :

De nombreux prédateurs et parasites ont été signalés comme pouvant exercer un effet limitatif naturel plus ou moins sensible à l'égard des pullulations d'Aelia et d'Eurygaster (tableau 3).

Les prédateurs comportent quelques Araignées et Acariens, de nombreux Coléoptères Carabidae, Staphilinidae, Dermestidae et Coccinellidae, des Hyménoptères Formicidae, Vespidae et Sphegidae, des Orthoptères (Ephippiger sp.), des Dermaptères, des Dictyoptères (Mantidae et Empusidae), des Nevroptères (larves de Chrysopes), des Diptères Asilidae, des Hétéroptères Réduviidae, des Oiseaux et même quelques Mammifères tels que le Sanglier dont l'action prédatrice a été signalée par ARNOL'DI (1955) dans les forêts du Sud de la Russie.

Parmi les agents pathogènes, les mycoses à Beauveria bassiana (BALS) VUILL. et Spicaria farinosa FRON viennent au premier rang par le rôle efficace qu'elles peuvent exercer dans les peuplements de punaises en hivernation (EVLAKHOVA, 1958). Les épizooties semblent cependant ne pouvoir se déclencher naturellement qu'à la suite d'un affaiblissement physiologique de l'hôte consécutif, soit à des troubles de la nutrition, soit à des conditions atmosphériques défavorables caractérisées notamment par une humidité relative de l'air supérieure à 80 %.

Ces observations ont conduit EVLAKHOVA (1958) et SEKHURINA (1960) à envisager le développement des épizooties dans les lieux d'hivernation d'E. integriceps par apport artificiel de spores de B. bassiana. Cet apport peut se faire de deux façons :

1) Par contamination de la litère forestière à l'aide de Beauverine (nom donné à la préparation à base de spores de B. bassiana) :

Un ratissage préalable du tapis forestier pour la confection de monticules de 1 à 2 mètres de diamètre et 20 à 30 centimètres de hauteur, favorise la propagation de la maladie en permettant à la fois une concentration de punaises et une augmentation de l'humidité ambiante.

2) Par lâchers de punaises vivantes préalablement contaminées

Il est également possible de mettre à profit les migrations d'E. integriceps des champs de céréales vers les lieux d'hivernation pour contaminer ceux-ci en pulvérisant la base des gerbes de céréales lors de la moisson avec les spores de Beauveria ; les punaises les transportent et les disséminent dans les litières forestières (EVLAKHOVA, 1966).

L'utilisation de ces techniques permet d'obtenir une mortalité des punaises de l'ordre de 70 à 89 %.

Les Arthropodes parasites sont représentés essentiellement par des Phasiinae (Dip. Tachinidae) qui s'attaquent aux adultes et par des Hyménoptères oophages appartenant aux deux familles des Encyrtidae et des Scelionidae. DUPUIS (1952) signale cependant avoir trouvé des larves et des adultes d' E. maura, E. autriaca, A. acuminata et A. cognata parasités par une espèce d'Euphorinae (Hym. Braconidae) non déterminée.

Les Phasiinae se rencontrent aussi bien dans les plaines que dans les zones montagneuses, leur cycle biologique étant plus ou moins calqué sur celui de leur hôte et leur transport des lieux d'hivernation vers les cultures ou inversement étant assuré par les punaises parasitées (FEDOTOV,1947). La ponte a lieu sur les tergites abdominaux de la punaise et s'effectuerait au moment de l'envol de cette dernière. La larve, après avoir pénétré dans son hôte, provoque des altérations pathologiques de son appareil reproducteur : réduction des ovarioles, arrêt de la formation de nouveaux oeufs, castration. En fin d'évolution, elle perfore le tégument de son hôte pour aller se nymphoser à faible profondeur dans le sol. Selon FEDOTOV, les Phasiinae exercent un rôle limitatif important à l'égard des populations d'E. integriceps dans certaines parties de son aire de distribution et seraient donc susceptibles d'être utilisées efficacement en matière de lutte biologique contre ce ravageur.

Les Hyménoptères oophages signalés dans différentes régions de l'aire de répartition des Aelia et des Eurygaster comprennent actuellement 28 espèces dont :

- 25 Proctotrupoidea de la famille des Scelionidae et des genres Asolcus, Trissolcus, Telenomus et Gryon.

- 3 Chalcidoidea de la famille des Encyrtidae et du genre Ooencyrtus.

Pour faciliter la reconnaissance de ces oophages, DELUCCHI (1961) a donné une clef de détermination pour les principales espèces du genre Asolcus, tandis que SAFAVI (1968) en a fait de même pour le genre Trissolcus.

Au Maroc, les Hyménoptères parasites oophages des Aelia comprennent (VOEGELE, 1970) :

- 16 Scelionidae : Asolcus basalis WOLLASTON
  A. djadetchko RJACH
  A. grandis THOMSON
  A. pseudoturesis RJACH
  A. rungsi VOEGELE
  A. rufiventris protogyne VOEGELE
  A. semistriatus NEES
  Trissolcus ghorfii DELUCCHI & VOEGELE
  T. histani VOEGELE
  T. scutellaris THOMSON
  T. simoni MAYR
  T. vassilievi MAYR
  Telenomus chloropus THOMSON
  T. heydeni MAYR
  Gryon monspeliensis PICARD

- 3 Encyrtidae : Ooencyrtus fecundus FERRIERE & VOEGELE
  O. nigerrimus FERRIERE & VOEGELE
  O. telenomicida VASSILIEV

Au sein de ce complexe parasitaire oophage, les espèces les plus fréquentes au Maroc appartiennent aux genres Asolcus et Ooencyrtus.

Tableau 3 - Ennemis naturels des Aelia et des Eurygaster (°)

Ennemis naturels	Punaises	Pays	Références
I. PARASITES			
A. Insectes			
1. Phasiinae			
Chryseria helluo F.	E. integriceps	Bulgarie	Kaitazov, 1971
	Eurygaster sp	Grèce	Yamvrias, 1967
	E. integriceps	Iran	Alexandrov,1947
	E. austriaca	Maroc	Jourdan, 1957
	E. integriceps	Turquie	Alkan, 1952
	E. austriaca	U.R.S.S.	Viktorov, 1962
	E. integriceps	U.R.S.S.	Kamenkova, 1956
	E. maura	U.R.S.S.	Viktorov, 1960
Clytiomyia continua Panzer	A. acuminata	France	Dupuis, 1949
Clytiomyia helvola Mg.	E. integriceps	Irak	Brown, 1962
	E. integriceps	Turquie	Brown, 1962
Cylindromyia auriceps Mg.	A. acuminata	Allemagne	Tischler, 1938
	A. acuminata	U.R.S.S.	Burov, 1962
	A. klugi	U.R.S.S.	Burov, 1962
	A. sibirica	U.R.S.S.	Burov, 1962
Cystogaster globosa F.	A. acuminata	France	Dupuis, 1949
	E. integriceps	Iran	Alexandrov,1947
	A. rostrata	Turquie	FAO, 1958
	A. sibirica	U.R.S.S.	Burov, 1962
Ectophasia crassipennis F.	E. integriceps	Bulgarie	Kaitazov, 1971
	A. acuminata	France	Dupuis, 1949
	E. integriceps	Iran	Alexandrov,1947
	E. integriceps	Turquie	Alkan, 1952
	A. rostrata	Turquie	Alkan, 1952
	E. integriceps	U.R.S.S.	Fedotov, 1947
Ectophasia rubra Girs.	E. integriceps	Iran	Safavi, 1968
Gymnosoma clavatum Rod.	E. integriceps	U.R.S.S.	Tchernova, 1947
Gymnosoma desertorum Rochd.	E. integriceps	Irak	Brown, 1962
	A. rostrata	Turquie	Brown, 1962
Gymnosoma fuliginosa R.-D.	Eurygaster sp	U.S.A.	Vojdani, 1961
Gymnosoma nitens Mg.	A. acuminata	France	Dupuis, 1949
	A. sibirica	U.R.S.S.	Burov, 1962
Gymnosoma rotundatum L.	A. rostrata	Espagne	Alfaro, 1956
	Aelia sp	Grèce	Stavraki, 1975
	A. acuminata	Hongrie	Manninger, 1933
	A. cognata	Maroc	Jourdan, 1957
	A. germari	Maroc	Jourdan, 1957
	A. sibirica	U.R.S.S.	Burov, 1962
Gymosoma rungsi Mesnil	A. rostrata	Grèce	Stavraki, 1975

(°) Pour ne pas encombrer le tableau, seule la nomenclature conforme aux révisions les plus récentes a été retenue.

Helomyia florilega Zett.	A. rostrata	Turquie	FAO, 1958
Helomyia lateralis Mg.	E. integriceps	Bulgarie	Kaitazov, 1971
	Aelia sp	Grèce	Yamvrias, 1967
	Eurygaster sp	Grèce	Yamvrias, 1967
	E. integriceps	Iran	Alexandrov, 1947
	E. austriaca	Maroc	Jourdan, 1957
	A. cognata	Maroc	Jourdan, 1957
	A. germari	Maroc	Jourdan, 1957
	E. integriceps	Irak	Brown, 1962
	A. rostrata	Turquie	Brown, 1962
	E. integriceps	Turquie	FAO, 1958
	A. furcula	U.R.S.S.	Burov, 1962
	A. sibirica	U.R.S.S.	Burov, 1962
	E. integriceps	U.R.S.S.	Fedotov, 1944
Lephosia fasciata Mg.	A. acuminata	Allemagne	Tischler, 1938
Paraphasia nigra Brks.	Eurygaster sp	U.S.A.	Vojdani, 1961
Phasia flaviventris Mg.	E. integriceps	Irak	Brown, 1962
	E. integriceps	Iran	Brown, 1962
Phasia rostrata Egger	E. integriceps	Iran	Alexandrov, 1947
Phasia subcoleoptrata L.	E. integriceps	Bulgarie	Kaitazov, 1971
	Aelia sp	Grèce	Yamvrias, 1967
	Eurygaster sp	Grèce	Yamvrias, 1967
	E. integriceps	Iran	Brown, 1962
	E. integriceps	Irak	Brown, 1962
	E. integriceps	Turquie	Lodos, 1952
	E. integriceps	U.R.S.S.	Fedotov, 1944
	E. maura	U.R.S.S.	Viktorov, 1960 a
2. Scelionidae			
a) Telenominae			
Asolcus basalis Woll.	Aelia sp	Grèce	Stavraki, 1975
	Eurygaster sp	Grèce	Stavraki, 1975
	E. integriceps	Iran	Safavi, 1968
	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1970
	E. integriceps	Turquie	FAO, 1961
Asolcus cultratus Mayr	Aelia sp	Grèce	Yamvrias, 1967
	Eurygaster sp	Grèce	Yamvrias, 1967
	E. integriceps	Syrie	Remaudière&al,1963
	A. acuminata	U.R.S.S.	Burov, 1962
	A. sibirica	U.R.S.S.	Burov, 1962
Alsocus djadetchko Rjach	Aelia sp	Grèce	Stavraki, 1975
	Eurygaster sp	Grèce	Stavraki, 1975
	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1970
	E. integriceps	U.R.S.S.	Viktorov, 1964
Asolcus grandis Thoms.	Aelia sp	Grèce	Yamvrias, 1967
	Eurygaster sp	Grèce	Yamvrias, 1967
	E. integriceps	Iran	Safavi, 1968
	E. integriceps	Liban	FAO, 1961
	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1970
	E. integriceps	Syrie	Remaudière&al,1963

	E. integriceps	Turquie	FAO, 1961
	E. austriaca	Yougoslavie	Tadić, 1970
	E. maura	Yougoslavie	Tadić, 1970
Asolcus pseudoturesis Rjach	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1970
	E. integriceps	U.R.S.S.	Viktorov, 1964
A. reticulatus reticulatus Del.	Aelia sp	Grèce	Stavraki, 1975
	Eurygaster sp	Grèce	Stavraki, 1975
	E. integriceps	U.R.S.S.	Viktorov, 1964
A. reticulatus volgensis Vikt.	Aelia sp	Bulgarie	Lazarov, 1969
	Eurygaster sp	Bulgarie	Lazarov, 1969
	E. integriceps	U.R.S.S.	Viktorov, 1964
A. rufiventris Mayr	Aelia sp	Grèce	Yamvrias, 1967
	Eurygaster sp	Grèce	Yamvrias, 1967
	E. integriceps	Iran	Alexandrov, 1947
	E. integriceps	Liban	FAO, 1961
	E. maura	Turquie	Brown, 1962
	A. rostrata	Turquie	Brown, 1962
	A. virgata	U.R.S.S.	Viktorov, 1964
A. rufiventris protogyne Voeg.	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1970
A. rungsi Voegelé	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1970
A. semistriatus Nees	E. integriceps	Bulgarie	Kaitazov, 1965
	Aelia sp	Grèce	Stavraki, 1975
	Eurygaster sp	Grèce	Stavraki, 1975
	E. integriceps	Iran	Alexandrov, 1947
	E. integriceps	Liban	FAO, 1961
	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1970
	E. austriaca	Suisse	Defago, 1936
	E. maura	Suisse	Defago, 1936
	A. rostrata	Turquie	Alkan, 1952
	E. integriceps	Turquie	Alkan, 1952
	E. maura	Turquie	Brown, 1962
	E. integriceps	U.R.S.S.	Viktorov, 1960 b
Asolcus tumidus Mayr	E. integriceps	Iran	Brown, 1962
Trissolcus ghorfii Del & Voeg.	A. acuminata	Maroc	Del. & Voeg., 1961
	A. cognata	Maroc	Del. & Voeg., 1961
	A. germari	Maroc	Del. & Voeg., 1961
	A. austriaca	Maroc	Del. & Voeg., 1961
Trissolcus histani Voeg.	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1970
Trissolcus scutellaris Thoms.	Aelia sp	Grèce	Stavraki, 1975
	Eurygaster sp	Grèce	Stavraki, 1975
	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1970
	E. integriceps	U.R.S.S.	Viktorov, 1964
Trissolcus simoni Mayr	Aelia sp	Grèce	Yamvrias, 1967
	Eurygaster sp	Grèce	Yamvrias, 1967
	E. integriceps	Iran	Alexandrov, 1947
	E. integriceps	Syrie	FAO, 1961
	A. rostrata	Turquie	Brown, 1962
	E. integriceps	Turquie	FAO, 1961
	E. integriceps	U.R.S.S.	Viktorov, 1964

T. simoni reticulatus Del.	E. integriceps	Liban	Delucchi, 1963
	E. integriceps	Syrie	Delucchi, 1963
	E. integriceps	Turquie	Delucchi, 1963
Trissolcus vassilievi Mayr	E. integriceps	Iran	Alexandrov, 1947
	E. integriceps	Liban	FAO, 1961
	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1970
	E. integriceps	Syrie	Renaudière&al,1963
	E. integriceps	Turquie	Lodos, 1953
	E. integriceps	U.R.S.S.	Viktorov, 1962
Telenomus chloropus Thoms.	E. integriceps	Iran	Alexandrov, 1947
	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1970
	E. austriaca	Suisse	Defago, 1936
	E. maura	Suisse	Defago, 1936
	E. integriceps	U.R.S.S.	Viktorov, 1960
	E. austriaca	Yougoslavie	Tadić, 1970
	E. maura	Yougoslavie	Tadić, 1970
Telenomus heydeni Mayr	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1970
Telenomus politus Thoms.	E. integriceps	Iran	Alexandrov, 1947
Telenomus tumidus Mayr	E. integriceps	Iran	Safavi, 1968
b) Scelioninae			
Gryon carinatus Masner	E. integriceps	Turquie	Can, 1960
Gryon monspeliensis Pic.	Aelia sp	Grèce	Stavraki, 1975
	Eurygaster sp	Grèce	Stavraki, 1975
	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1970
	E. maura	Turquie	Brown, 1962
Gryon pedester Kieff	E. integriceps	Iran	Alexandrov, 1947
3. Encyrtidae			
Ooencyrtus fecundus Ferr. & Voeg.	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1961
	Eurygaster sp	Maroc	Voegelé, 1961
Ooencyrtus nigerrimus Ferr. & Voeg.	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1961
	Eurygaster sp	Maroc	Voegelé, 1961
	Aelia sp	Grèce	Stavraki, 1975
	Eurygaster sp	Grèce	Stavraki, 1975
Ooencyrtus telenomicida Vass.	Aelia sp	Espagne	Mercet, 1921
	Eurygaster sp	Espagne	Mercet, 1921
	Aelia sp	Grèce	Stavraki, 1975
	Eurygaster sp	Grèce	Stavraki, 1975
	E. integriceps	Iran	Alexandrov, 1947
	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1961
	Eurygaster sp	Maroc	Voegelé, 1961
	E. integriceps	Syrie	Remaudière&al,1963
	E. integriceps	Turquie	Vojdani, 1954
	E. integriceps	U.R.S.S.	Vassiliev, 1904
4. Euphorinae	A. acuminata	Maroc	Dupuis, 1952
	A. acuminata	France	Dupuis, 1952
	A. cognata	Maroc	Dupuis, 1952
	E. austriaca	Maroc	Dupuis, 1952

	E. austriaca	France	Dupuis, 1952
	E. maura	Maroc	Dupuis, 1952
B. Mycoses			
Beauveria bassiana Vuill.	Aelia cognata	Maroc	Laraîchi(non publié)
	A. rostrata	Grèce	Stavraki, 1975
	E. integriceps	U.R.S.S.	Evlakhova, 1958
Spicaria farinosa Fron.	E. integriceps	U.R.S.S.	Evlakhova, 1958
C. Bactérioses			
Chromobacterium prodigiosum Berg.	E. integriceps	U.R.S.S.	Evlakhova, 1958
Pseudomonas pyocyanea Mig.	E. integriceps	U.R.S.S.	Evlakhova, 1958
1. Nématodes			
Mermis sp.	E. integriceps	Iran	Safavi, 1968
II. PREDATEURS			
A. Araignées et Acariens	E. integriceps	U.R.S.S.	Fedotov & al,1955
Balaustium miniatum Herm.	E. integriceps	Turquie	Lodos, 1953
Thanatus formicinus Cl.	E. integriceps	Iran	Brown, 1962
B. Insectes			
1. Hymenoptera			
a) Formicidae	E. integriceps	Iran	Achard&Adle,1927
	E. integriceps	Syrie	Achard&Adla,1927
Cataglyphis cursor aenescens N.	E. integriceps	U.R.S.S.	Grivanov&al,1970
Tetramorium caespitum L.	E. integriceps	U.R.S.S.	Grivanov&al,1970
b) Vespidae			
Vespa crabro L.	E. integriceps	U.R.S.S.	Arnol'di, 1955
c) Sphegidae			
Astata boops Schrank	Eurygaster sp	Chine	Piel, 1936 (in Dupuis, 1948)
2. Orthoptera			
Gryllidae	E. integriceps	Iran	Safavi, 1968
Ephippiger sp	E. integriceps	Iran	Achard&Adle,1927
	E. integriceps	Syrie	Achard&Adle,1927
3. Dermaptera	E. integriceps	U.R.S.S.	Chepetilnikova,1976
Forficula auricularia L.	Eurygaster sp	U.S.A.	Vojdani, 1961
4. Dictyoptera			
Mantidae et Empusidae	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1972

5. Neuroptera			
Larves de Chrysopidae	E. integriceps	U.R.S.S.	Grivanov&al,1970
6. Coléoptera			
a) Carabidae			
Brachynus crepitans L.	E. integriceps	U.R.S.S.	Grivanov&al,1970
Calosoma denticolle Gebl.	E. integriceps	U.R.S.S.	Grivanov&al,1970
Calosoma maderae auropuntatum Hb.	E. integriceps	U.R.S.S.	Grivanov&al,1970
Calathus erratus Sahlb.	E. integriceps	U.R.S.S.	Grivanov&al,1970
Carabus exaratus Quens	E. integriceps	U.R.S.S.	Arnol'di, 1955
Dolichus halensis Schall	E. integriceps	U.R.S.S.	Grivanov&al,1970
Harpalus distinguendus Duft.	E. intecriceps	U.R.S.S.	Grivanov&al,1970
Harpalus smaragdinus Duft.	E. integriceps	U.R.S.S.	Grivanov&al,1970
Pterostichus crenuliger Chaud	E. integriceps	U.R.S.S.	Grivanov&al,1970
Pterostichus cupreus L.	E. integriceps	U.R.S.S.	Grivanov&al,1970
Pterostichus sericeus F. de W.	E. integriceps	U.R.S.S.	Grivanov&al,1970
b) Staphilinidae			
Staphilus gridellii Mull	E. integriceps	U.R.S.S.	Arnol'di, 1955
Staphilus similis F.	E. integriceps	U.R.S.S.	Arnol'di, 1955
c) Dermestidae (Larves)	E. integriceps	U.R.S.S.	Grivanov&al,1970
d) Coccinellidae (Larves)	E. integriceps	U.R.S.S.	Chepetilnikova & al, 1970
7. Diptera			
Asilidae	Aelia sp	Maroc	Voegelé, 1972
Heteropogon ornatipes Lw.	E. integriceps	Turquie	Alkan, 1952
Promachus leontochlaenus Lw.	E. integriceps	Iran	Brown, 1962
8. Heteroptera			
Reduviidae			
Rhinocoris kolenatii Reut.	E. integriceps	Turquie	Brown, 1962
C. Oiseaux			
Ciconia ciconia L.	E. integriceps	Iran	Achard & al,1927
	E. integriceps	Syrie	Achard & al,1927
Corvus corax L.	E. integriceps	Iran	Brown, 1962
Corvus frugilegus L.	E. maura	Inde	Janjua & al,1950
Coturnix coturnix L.	E. integriceps	Iran	Achard & al,1927
	E. integriceps	Syrie	Achard & al,1927
Hirundo sp.	E. integriceps	Turquie	Zwölfer, 1930

Passer domesticus indicus L.	E. maura	Inde	Janjua & al,1950
Passer sp.	E. integriceps	Syrie	Hibraoui, 1930
Perdrix sp.	E. integriceps	Turquie	Alkan, 1952
Pyrrhocorax graculus L.	E. integriceps	Iran	Brown, 1962
Sturnus roseus L.	E. integriceps	Turquie	Alkan, 1952
D. Mammifères			
Sus scrofa L.	E. integriceps	U.R.S.S.	Arnol'di, 1955

II - BUT DE L'ETUDE :

Une importante étude a été consacrée au genre Aisocus (VOEGELE, 1970) ; il restait donc à voir l'impact des Ooencyrtus sur le taux de parasitisme naturel, leurs relations avec les autres espèces du complexe parasitaire et les possibilités de leur utilisation dans un programme de lutte intégrée contre les Punaises des Céréales.

Selon DE BACH (1964), les attributs d'efficacité d'un parasite sont les suivants :

- Une spécificité parasitaire qui caractérise une excellente adaptation bio-physiologique à l'hôte.

- Une haute capacité de découverte de l'hôte qui se manifeste principalement quand la densité de population de ce dernier est faible et quand sa distribution spatiale est hétérogène.

- Un potentiel biotique satisfaisant, notamment en fonction de la variabilité de l'environnement.

- Une large valence écologique assurant au parasite la possibilité de recouvrir l'ensemble de l'aire de dispersion de l'hôte et d'y survivre aussi bien que ce dernier.

Partant de ces attributs, nous avons donc cherché à mettre en évidence les facteurs de la découverte de l'hôte chez les Ooencyrtus et à préciser leur potentiel reproducteur ainsi que leur degré de spécificité.

Le potentiel biotique d'une espèce dépend d'une part de sa sex-ratio, d'autre part de son taux de multiplication, ce dernier étant lui même fonction de la fécondité, de la durée de développement et de la longévité de cette espèce. Divers facteurs pouvant influer sur la fécondité ont été analysés : température, photopériode, nourriture, saisons, accouplement, âge de la femelle, densité relative de l'hôte, répartition de l'hôte dans le temps, nature de l'hôte d'origine et de l'hôte parasité, effet de nombre.

En ce qui concerne la longévité, on doit distinguer d'une part la longévité physiologique ou longévité maximale de l'espèce et d'autre part sa longévité écologique ou longévité réelle qui dépend des conditions de vie et de milieu et qui est généralement exprimée par la longévité moyenne des individus d'une population (PESSON, 1965). Si la longévité physiologique est un caractère spécifique stable, la longévité moyenne peut varier dans de grandes limites que nous avons tenté de préciser.

La sex-ratio joue également un rôle important dans la dynamique des populations. En effet, à fécondité égale, ce sont les espèces à parthénogenèse thélytoque qui élèvent le plus rapidement leur niveau de population.

La sex-ratio peut-être, par ailleurs, influencée par différents facteurs tels que la température ou le superparasitisme que nous avons plus particulièrement approfondis dans notre étude.

C H A P I T R E I

SYSTEMATIQUE, DISTRIBUTION ET SPECIFICITE PARASITAIRE DES OOENCYRTUS

I - SYSTEMATIQUE DES OOENCYRTUS :

Le succès de toute lutte biologique dépend de l'identification correcte des ravageurs et de leurs ennemis naturels, ainsi que de la reconnaissance des espèces occultes ou des entités infraspécifiques (ROSEN & DE BACH, 1973). Une systématique précise est donc à la base de toute recherche en matière d'utilisation des entomophages.

Avant d'aborder la systématique du genre Ooencyrtus, nous avons pensé qu'il était de quelque utilité de faire au préalable une révision sommaire des principaux critères utilisés dans la différenciation des espèces.

A) La notion d'Espèce :

La notion d'Espèce a toujours préoccupé les systématiciens et les biologistes qui ont fait appel à différents critères pour tenter de la préciser. MAYR (1963) considère que

toutes les définitions qui ont été données de l'espèce peuvent se rapporter à trois concepts : un concept typologique ou morphologique de l'Espèce, un concept linnéen de l'Espèce qui fait intervenir, en plus des critères morphologiques, des critères d'interfécondité, et un concept écologique de l'Espèce définissant celle-ci comme étant un groupe de populations interfécondes.

L'emploi des caractères morphologiques se heurte à de nombreuses difficultés ayant des origines diverses : polymorphisme, clines, phénomènes de convergence, espèces jumelles.

Le polymorphisme se traduit par l'existence au sein des individus d'une même espèce de plusieurs classes de couleur, de taille ou de forme différentes. Ce polymorphisme est très fréquent chez les insectes et peut revêtir divers aspects : polymorphisme de développement, polymorphisme social, polymorphisme saisonnier, polymorphisme de phases (Acridiens migrateurs), dimorphisme sexuel.

Le cline correspond à une variation régulière et croissante d'un caractère donné d'une extrême à l'autre de l'aire de répartition d'une espèce, en fonction d'une évolution parallèle de certaines conditions écologiques du milieu. Cette variation clinale peut d'ailleurs affecter aussi bien des caractères morphologiques (coloration, taille) que des caractères physiologiques (métabolisme, fécondité), écologiques ou éthologiques. La variation de ces caractères selon un type clinal obéit très souvent à un certain nombre de lois écoclimatiques : la loi de BERGMAN (les animaux des pays froids ont tendance à être plus gros que ceux des pays chauds), la loi d'ALLEN (les parties dénudées des animaux ont tendance à être moins longues dans les pays froids que dans les pays chauds) et la loi de GLOGER (les animaux des contrées chaudes et humides ont tendance à être plus sombres que ceux des pays froids).

Dans le phénomène de convergence, des organismes ayant des conditions de vie similaires vont présenter des caractères morphologiques semblables leur donnant le même aspect général. Un exemple classique est celui de la convergence entre Mantodea et Névroptères du groupe des Mantispidae.

Les espèces jumelles (CUENOT, 1936) ou "Sibling Species" (MAYR, 1942) présentent le même phénotype mais diffèrent par des caractères d'ordre physiologique, génétique, éthologique ou écologique. C'est ainsi que le groupe "Anopheles maculipennis", longtemps considéré comme une seule espèce, a été, par la suite, subdivisé en six espèces se différenciant par leurs chromosomes, leur cycle biologique et leurs modalités de transmission du paludisme.

Devant l'insuffisance de l'observation macroscopique du faciès morphologique, les taxonomistes font de plus en plus appel aux données de la micromorphologie qui nécessite des instruments d'optique hautement perfectionnés tel que le microscope électronique à balayage ou stereoscan.

Pour apprécier la variabilité ou la stabilité des caractères morphologiques, on recherche, de préférence, des critères quantitatifs nécessitant le recours à des mesures biométriques comme le précisent MAYR, LINSLEY et USINGER (1953) : "le taxonomiste moderne tente d'obtenir de grandes séries provenant de nombreuses localités à l'intérieur de l'aire d'une espèce. En conséquence, il évalue le matériel avec les méthodes de l'analyse des populations et de la statistique. L'usage des méthodes statistiques est devenu une routine de la technique taxonomique dans de nombreux groupes et devient de plus en plus répandu chaque jour".

En dehors des caractères morphologiques, il est également possible d'utiliser des critères physiologiques, biochimiques, sérologiques ou chromosomiques pour différencier les espèces.

L'utilisation de critères physiologiques permet, dans certains cas, de séparer deux espèces ayant la même morphologie externe. C'est ainsi que ALEXANDER & BIGELOW (1960) ont pu différencier deux Gryllus (G. pennsylvanicus BURM. et G. veletis SAUSS.) en se référant à leur diapause qui s'effectue respectivement au stade embryonnaire et larvaire.

L'enregistrement des notes d'appel a permis également d'identifier de nombreuses espèces d'Orthoptères (ALEXANDER, 1968).

L'utilisation de critères biochimiques constitue une autre étape de la diagnose des espèces. C'est ainsi que FLORKIN (1966) définit les espèces comme étant des "groups of individuals with more or less similar combinations of sequences of purine and pyrimidine basis on their macromolecules of DNA, leading to the biosynthesis of similar amino acid sequences".

Nous savons, en effet, que la synthèse d'une protéine fait intervenir l'ARN messager qui est une sorte de "photocopie" de la séquence désoxyribonucleïque du gène. Cet ARN messager, une fois synthétisé, passe dans le cytoplasme et va se fixer sur un ribosome. Des ARN de transfert se chargent alors d'ordonner et d'associer les acides aminés entrant dans la constitution de la molécule protéïque. Chaque ARN de transfert est spécifique d'un acide aminé et porte à une place définie, saillante, un groupe de trois bases qui se couple avec le groupe correspondant de la matrice de l'ARN messager.

C'est donc sur le complexe formé d'un ribosome et d'une molécule d'ARN messager que s'édifie la molécule protéique ; elle sera spécifique, non pas du ribosome, qui fonctionne comme une sorte d'atelier d'assemblage, mais du messager et, par son intermédiaire, de l'unité génétique correspondante.

La difficulté de déterminer la structure d'une protéine conduit cependant les biologistes à se contenter de comparer les organismes entre eux à un niveau macromoléculaire.

Il importe toutefois d'étudier le même groupe de protéines, dans le même tissu et au même stade de développement de l'organisme (HUDSON, 1973). La comparaison peut se faire soit par chromatographie, soit par électrophorèse.

Dans la première technique, il s'agit le plus souvent de chromatographie par échange d'ions ; une cellulose modifiée chimiquement sert d'absorbant et des solutions tampon permettent l'évolution des protéines ; l'identification s'effectue par comparaison des chromatogrammes obtenus.

L'électrophorèse utilise la propriété des protéines de migrer à travers un support (papier ou gel d'amidon) lorsqu'elles sont soumises à un champ électrique. Les électrophérogrammes sont comparés comme précédemment. Cette technique a été utilisée par STEPHEN (1973) pour classer des Blattes ainsi que diverses espèces de Bourdons.

La méthode sérologique est un complément à l'électrophorèse. Elle consiste dans l'injection d'un extrait protéique à un animal d'expérience, lapin généralement, de façon à obtenir la formation d'anticorps. Ces anticorps mis en présence de l'extrait protéique ou antigène donnent naissance à un complexe insoluble qui précipite. La réaction est hautement spécifique et permet la différenciation la plus fine de protéines très voisines.

On peut obtenir une séparation plus poussée des protéines étudiées en utilisant l'immuno-électrophorèse. Dans cette technique, les protéines séparées par électrophorèse vont diffuser à l'encontre d'un antisérum. Au contact d'une protéine et d'un anticorps, se formera un anneau de précipitation .

Les cellules sanguines ou hémocytes peuvent également être utilisées en systématique. Selon ARNOLD (1971) le complexe des hémocytes présente des caractéristiques distinctes à différents niveaux taxonomiques. Pour certains taxa les différences résident dans le nombre et la taille des cellules ; pour d'autres, c'est la complexité des types cellulaires qui intervient.

On peut, en effet, distinguer différents types d'hémocytes : prohémocytes à cytoplasme basophile peu abondant et très gros noyau, plasmotocytes ou cellules phagocytaires, hémocytes granuleux à cytoplasme renfermant de nombreuses granulations plus ou moins arrondies et de taille uniforme, oenocytoïdes à cytoplasme acidophile hyalin et noyau de petite taille, adipophénocytes avec lipides de réserve, cellules à sphérules caractérisées par la présence d'énormes vacuoles, coagulocytes qui sont de toutes petites cellules très fragiles produisant un facteur de coagulation du sang, cellules vermiformes de forme allongée et étroite, podocytes qui sont des cellules très aplaties et étroites.

L'étude de ces hémocytes peut se faire au microscope à contraste de phase après avoir injecté à l'aide d'une micropipette un peu de sang dans une goutte d'huile de paraffine. On peut également utiliser la méthode des frottis, après fixation aux vapeurs d'acide osmique.

Le nombre et la morphologie des chromosomes peuvent constituer des critères intéressants pour la séparation des espèces. C'est ainsi que HUDSON (1973) a pu distinguer entre trois espèces de Noctuelles du genre Euxoa (E. ridingsiana GROTE, E. albipennis GROTE et E. messoria HARRIS) grâce à leur formule chromosomique qui est respectivement de n = 32, n = 31 et n = 35.

Il faut cependant être prudent dans la comparaison de différents caryotypes car, comme le précise COUSIN (1967), les "phénomènes de polysomie, polyploïdie, pulvérisation de chromosomes si fréquents chez les Plantes ne font pas sortir les divers spécimens qui les possèdent du cadre conventionnel de leur espèce".

Pour l'écologiste, la notion d'espèce est un cadre rigide qui satisfait l'esprit mais qui correspond mal à la réalité ; dans la nature on ne voit pas des espèces mais des individus. L'espèce est créée de toute pièce par les systématiciens, mais entre l'individu et l'espèce il existe un degré

d'intégration qui est la population, seul groupement d'individus ayant une homogénéité fonctionnelle.

La population est un ensemble d'individus qui diffèrent légèrement mais de façon caractéristique des autres groupements d'individus appartenant à la même espèce. De plus, les individus d'une même population possèdent la même constitution génétique, le même génôme. C'est dans cette constitution génétique unique que réside l'originalité et la réalité de la population. Chaque population locale est adaptée, sous l'effet de la sélection naturelle, au milieu spécifique où elle vit. Cependant, pour réelles qu'elles soient, les populations ne sont pas reconnaissables car elles s'interpénètrent et c'est pour cette raison qu'on ne peut leur appliquer un système formel de nomenclature. Les populations ne sont donc pas des entités discontinues ; la cohésion de l'espèce qui est l'ensemble de toutes les populations locales, est assurée par le fait qu'entre les différentes populations circule un courant de gènes qui confère à leur ensemble une certaine identité génétique. L'espèce est donc composée de populations qui s'interpénètrent tant sur le plan génétique que sur le plan phénotypique. La réalité de l'espèce est attestée par le fait que tous ses individus, quelle que soit la population à laquelle ils appartiennent, ont la possibilité de se croiser entre eux, d'où cette définition de l'espèce : "l'espèce est un groupe de populations naturelles réellement et potentiellement interfécondes et isolées de tout groupement analogue" (MAYR, 1963).

B) Position systématique du genre Ooencyrtus :

Le genre Ooencyrtus appartient à la famille des Encyrtidae et à la sous-famille des Encyrtinae, cette dernière étant caractérisée par des tarses de 5 articles et un funicule de 6 segments ; les deux autres sous-familles, Antheminae et Arrhenophaginae, ayant des tarses de 4 articles (PECK & al., 1964).

Ce genre a été érigé par ASHMEAD en 1900 sur le type de l'espèce Encyrtus clisiocampae ASHM.. Ses caractères, tels qu'ils ont été précisés par FERRIERE (1953) et PECK & al (1964), sont les suivants : Tarses de 5 articles. Antennes simples, généralement unicolores, insérées près du bord de la bouche ; scape cylindrique ou un peu élargi au milieu ou à l'extrémité ; pédicelle plus long que le premier article du funicule ; funicule de 6 articles ; massue plus courte que le funicule. Ailes hyalines ; nervure marginale ponctiforme ; nervure submarginale normale et étroite ; nervure stigmale insérée à la nervure marginale. Scutellum grand, plus ou moins convexe, sans pinceau de cils. Tegulae foncés ou de même teinte que le mésonotum. Corps avec des reflets métalliques, au moins en partie. Vertex court, fusionnant progressivement avec la face. Front chagriné avec parfois quelques petits points épars. Joues environ aussi longues que le diamètre transversal des yeux mais plus courtes que leur diamètre longitudinal. Ovipositeur peu ou pas saillant.

Le genre Ooencyrtus ASHM. (= Schedius HOWARD) comprend actuellement un grand nombre d'espèces dont certaines présentent un faciès morphologique très sensiblement différent du type d'origine. Toutes ces espèces manifestent cependant une certaine analogie dans leur biologie et leur éthologie. En se référant aux groupes naturels d'espèces, HOFFER (1963) distingue 4 sous-genres dont il donne la clef suivante :

- 1 - Ovipositeur proéminent. Joues plates. Tête triangulaire vue de face. Articles de la massue semblables à ceux du funicule. Scutellum étroit et très convexe. Nervure marginale au moins deux fois plus longue que large. Nervure stigmale courte et triangulaire. Antennes du mâle avec segments du funicule très allongés et cylindriques ; apex couvert de poils aussi longs que la largeur des segments. Mandibules avec deux dents externes de forme normale et une forte dent interne divergeant de l'axe de la mandibule. Couleur gris métallique.....Tatranus, n.sbg.

- Ovipositeur peu saillant. Joues convexes. Tête subcirculaire vue de face. Articles du funicule de plus en plus larges. Massue plus large que le funicule. Scutellum plat ou légèrement convexe. Nervure marginale peu allongée ou même carrée. Nervure stigmale normalement développée.....2

- 2 - Massue légèrement tronquée à l'apex. Antennes du mâle ayant des articles assez larges ; premier article du funicule plus long que les suivants, plus large à la base qu'à l'apex ; flagelle entièrement couvert de poils très courts. Mandibules pourvues de 2 dents.. .....Ooencyrtoides, n.sbg.

- Massue pointue à l'apex. Antennes du mâle ayant un aspect différent.....3

- 3 - Tête subsemilenticulaire vue de dessus. Joues courtes et très convexes. Front plus large que les yeux. Nervure marginale ponctiforme. Nervure postmarginale bien développée. Antennes du mâle avec funicule couvert d'une pilosité assez courte et peu dense ; premier article du funicule légèrement plus court que les suivants, plus étroit à la base qu'à l'apex ; tous les segments du funicule présentent une petite bande noire à l'apex. Tégument finement réticulé et brillant. Mandibules pourvues d'une seule dent.... .....Ooencyrtellus, n. sbg.

- Tête ovale vue de face. Joues de longueur et de convexité normales. Front pas très large. Nervure marginale de longueur moyenne. Nervure postmarginale courte. Antennes du mâle avec segments du funicule cylindriques et quelques poils longs et épars. Tégument normalement réticulé et brillant. Mandibules avec une dent externe et une dent médiane moins bien définie.....Ooencyrtus, s. str.

II - REPARTITION GEOGRAPHIQUE ET HOTES :

L'étude de la répartition géographique des groupes animaux présente un grand intérêt dans la reconstitution de l'évolution de ces groupes et l'évaluation de leur degré de parenté. Les caractères géographiques permettent, en effet, de définir deux types de relations : des relations sympatriques et des relations allopatriques.

On parle de relations sympatriques lorsqu'il s'agit de deux formes habitant la même région, et de relations allopatriques lorsqu'il s'agit de deux formes habitant des régions différentes. Ces relations sont importantes au niveau de la définition de la sous-espèce. En effet, des formes se succédant géographiquement, donc allopatriques, et différant par de petits caractères ne peuvent être que des sous-espèces distinctes. Par contre, des formes sympatriques et différant par de petits caractères ne peuvent être que des espèces distinctes car des sous-espèces ne peuvent cohabiter dans la même région.

Le genre Ooencyrtus possède des représentants à l'échelle de tout le globe, comme l'indique le tableau 4 :

- Tableau 4 -

Répartition géographique des espèces appartenant au genre Ooencyrtus

Régions	Espèces	Hôtes	Références (°)
A. REGION HOLARCTIQUE			
S/R sonorienne			
U.S.A.	O.anabrivorus Gah.	Anabrus simplex Hald.	Gahan, 1942
	O.anasae Ashm.	Anasa tristis De Geer	Ashmead, 1887
		Solubea pugnax F.	Ashmead, 1887
	O.californicus Gir.	Anasa tristis De Geer	Girault, 1917
	O.chrysopae Crwf.	Chrysopes	Crawford, 1913
	O.clisiocampae Ashm.	Malacosoma disstria Hbn.	Ashmead, 1893
		Malacosoma americana Fabr.	Williams, 1916
		Ennomos subsignarius Hb.	Kaya, 1972
		Arilus cristatus F.	Swadener, 1973
	O. johnsoni How.	Murgantia histrionica Hah.	Howard, 1898
		Murgantia nigricans Ckll.	Essig, 1922
		Chlorochroa sayi Stal.	Clancy, 1946
		Chelinidea vittiger Uhler	De Vol, 1973
	O.kuwanae How.	Lymantria dispar L.	Howard, 1910
	O. moneilemae Gah.	Moneilema sp.	Gahan, 1925
		Moneilema crassa Lec.	Hamlin, 1926
	O. trinidadensis Crawf.		Crawford, 1913
S/R méditerranéenne			
Maroc	O.fecundus Ferr.&Voeg.	Aelia, Eurygaster	Ferr.&Voeg.,1961
	O.kuwanae How.	Lymantria dispar L.	De Lepiney, 1927
	O.masii Merc.	Lymantria dispar L.	De Lepiney, 1927
	O.nigerrimus Ferr.&Voeg.	Aelia, Eurygaster	Ferr.&Voeg.,1961
	O.obscurus Merc.	Lymantria dispar L.	Fraval & al,1975
	O.telenomicida Vass.	Aelia, Eurygaster	Ferr.& Voeg.,1961
Algérie	O.kuwanae How.	Lymantria dispar L.	Lepigre, 1932
Espagne	O.azureus Merc.		Mercet, 1921
	O.distinctus Merc.		Mercet, 1921
	O.elegans Merc.	Lépidoptère	Mercet, 1921
	O.fasciatus Merc.		Mercet, 1921
	O.gravis Nees	Lépidoptère	Nees, 1834
	O.kuwanae How.	Lymantria dispar L	Mercet, 1917
	O.masii Merc.	Malacosoma neustria L.	Mercet, 1921
		Lymantria dispar L.	Mercet, 1926
	O.neustriae Merc.	Malacosoma neustria L.	Mercet, 1921
		Dicranura vinula F.	Mercet, 1925
	O.obscurus Merc.	Lépid. Bombicidae	Mercet, 1921
	O.pityocampae Merc.	Thaumetopoea pityocampa Sch.	Mercet, 1921
	O. proximus Merc.		Mercet, 1921
	O. tardus Ratz.	Malacosoma neustria L.	Ratzeburg, 1844
	O.telenomicida Vass.	Aelia, Eurygaster	Mercet, 1921
	O.vagus Merc.		Mercet, 1921
	O.vinulae Masi	Dicranura vinula F.	Mercet, 1925

(°) Ont été soulignées les références permettant d'obtenir les descriptions des espèces citées.

Portugal	O. kuwanae How.	Lymantria dispar L.	Baeta Neves, 1944
	O.neustriae Merc.	Malacosoma neustria L.	Azevedo, 1965
	O.pityocampae Merc.	Thaumetopoea pityocampa Sc.	Azevedo, 1965
France-Corse	O.pityocampae Merc.	Thaumetopoea pityocampa Sc.	Biliotti, 1958
Italie	O.gonoceri Viggiani	Gonocerus acuteangulatus G.	Viggiani, 1971
	O.kuwanae How.	Lymantria dispar L.	Prota, 1966
	O.vinulae Masi	Dicranura vinula L.	Masi, 1909
Syrie	O.telenomicida Vass.	Eurygaster integriceps Put	Remaudière, 1963
Grèce	O. pityocampae Merc.	Thaumetopoea pityocampa Sc.	Kailidis, 1962
Iran	O.telenomicida Vass.	Eurygaster integriceps Put.	Alexandrov, 1947
Hongrie	O.quercicola Erdös		Erdös, 1961
Yougoslavie	O.kuwanae How.	Lymantria dispar L.	Gubar, 1959
	O. pityocampae Merc.	Thaumetopoea pityocampa Sc.	Androic, 1956
Turquie	O. telenomicida Vass.	Eurygaster integriceps Put.	Vojdani, 1954
S/R européenne			
Tchécoslovaquie	O.albopilosus Hoff.		Hoffer, 1963 b
	O.belanensis Hoff.		Hoffer, 1963 a
	O.brevicauda Hoff.		Hoffer, 1963 b
	O.fulvipes Hoff.	Hemiptère	Hoffer, 1963 b
	O.iris Hoff.		Hoffer, 1963 a
	O.salicinus Erd.	Lasiocampa trifolii Esp.	Hoffer, 1963 b
	O.smaragdinus Hoff.		Hoffer, 1963 b
	O.terebrator Hoff.		Hoffer, 1963 b
U.R.S.S.	O.acastus Trj.		Trjapitzin, 1967
	O.acestes Trj.		Trjapitzin, 1967
	O.dictys Trj.		Trjapitzin, 1967
	O.distinctus Merc.		Trjapitzin, 1967
	O.intermedius Trj.		Trjapitzin, 1967
	O.masii Merc.	Malacosoma neustria L.	Romanova, 1951
	O.neustriae Merc.	Malacosoma neustria L.	Romanova, 1958
	O.pentheus Trj.		Trjapitzin, 1967
	O.pinicola Mats.	Dendrolimus superans Btlr.	Orlov, 1966
	O.tardus Ratz.	Malacosoma neustria L.	Romanova, 1951
		Lymantria dispar L.	Molis, 1970
	O.telenomicida Vass.	Eurygaster integriceps Put.	Vassiliev, 1904
		Syromastes marginatus L.	Meier, 1940
		Carpocoris fuscispinus Boh.	Meier, 1940
		Dolycoris baccarum L.	Meier, 1940
S/R paléarché-arctique			
Sakhalin (URSS)	O.pinicolus Mats.	Dendrolimus albolineatus M.	Tabata, 1940
Mongolie	O.cereicornis Szelenyi		Szelenyi, 1972
Japon	O.kuwanae How.	Dendrolimus spectabilis B.	Hirose, 1964

	O.nezarae Ishii	Nezara antennata Scott	Ishii, 1928
		Nezara viridula L.	Hokyo, 1966
	O.pinicola Mats.	Dendrolimus sp.	Matsumura, 1926
B. REGION ETHIOPIENNE			
S/R soudanaise			
Sénégal	O.garouae Risb.		Risbec, 1954
S/R africaine orientale	O.lamborni Wat.	Belenois severina Craw.	Waterston, 1916
S/R africaine australe	O.epilachnae Ann.		Annecke, 1965
	O.epulus Ann.		Annecke, 1965
S/R malgache	O.sesbaniae Risb.	Hemiptère : Coreidae	Risbec, 1968
C. REGION ORIENTALE			
S/R indienne	O.gargaris Walker		Walker, 1843
	O.papilionis Ashm.	Pyrilla perpusilla Walk.	Rahman, 1940
	O.pyrillae Crawf.	Pyrilla aberrans Kerby	Crawford, 1916
	O.submetallicus How.	Nezara viridula L.	Howard, 1896
	O.trinidadensis Crawf.		Crawford, 1913
S/R indochinoise			
Chine	O.atomon Vass.	Dendrolimus pini L.	Vassiliev, 1913
	O.corbetti Ferr.	Tessaratoma papillosa Drury	Liu, 1965
	O.malayensis Ferr.	Tessaratoma papillosa Drury	Liu, 1965
Taïwan	O.kuwanae How.	Eriogyna pyretorum Westw.	Koidzumi, 1940
S/R Malaise			
Malaisie	O.batocerae Ferr.	Batocera rubus L.	Ferrière, 1936
	O.corbetti Ferr.	Podontia 14-punctata L.	Ferrière, 1931
	O.erionotae Ferr.	Erionata thrax L.	Ferrière, 1931
	O.malayensis Ferr.	Cephanodes hylas L.	Ferrière, 1931
		Papilio agamemnon L.	Ferrière, 1931
		Papilio polytes L.	Ferrière, 1931
		Leptocorisa acuta Thbg.	Ferrière, 1931
		Dasymus piperis China	Miller, 1936
	O.podontiae Gah.	Plesispa reichei Chapuis	Lange, 1950
Indonésie	O.javanicus Merc.	Lépidoptère	Mercet, 1922
	O.leucocerus Merc.	Lépidoptère	Mercet, 1922
	O.major Ferr.	Attacus atlas F.	Ferrière, 1931
	O.malayensis Ferr.	Leptocorisa acuta Thunb.	Van Der Goot, 1949
		Homoeocerus lucidus Wlk.	Phillips, 1941
	O.podontiae Gah.	Podontia affinis Grond.	Gahan, 1922
	O.segestes Trj.		Trjapitzin, 1965

S/R Philippine	O.chrysopae Crwf.	Chrysopes	Callan, 1943
	O.papilionis Ashm.	Papilio sp.	Ashmead, 1905
D. REGION AUSTRALIENNE			
S/R australien-			
ne	O.auricaput Gir		Girault, 1923
	O.bicolor Gir.		Girault, 1915
	O.euxoae Gir.	Euxoa radians Guen.	Veitch, 1928
	O.magnioculus Gir.		Girault, 1923
	O.magnithorax Gir.		Girault, 1923
	O.metallicus Gir.		Girault, 1914
	O.niger Riek		Riek, 1962
	O.prospheris Ferr.	Prospheres aurantiopictus L.	Ferrière, 1947
	O.rubricatus Riek	Nezara viridula L.	Riek, 1962
	O.submetallicus How.	Nezara viridula L.	Wilson, 1960
	O.uncinctipes Gir.		Girault, 1915
S/R néozélan-			
daise	O.pacificus Wat.	Brachyplatys pacificus Dall.	Waterston, 1915
S/R polynésien-			
ne	O.guamensis Fall.		Fallaway, 1946
	O.swezeyi Fall.		Fallaway, 1946
E. REGION NEO-TROPICALE			
S/R mexicano-			
andine	O.sphingidarum Timb.		Timberlake, 1941
	O.submetallicus How.	Opsiphanes tamarindi Fldr.	Harrisson, 1963
S/R antillaise			
	O.latiscapus Gah.		Gahan, 1927
	O.prenidis Gah.	Panoquina sp.	Gahan, 1943
	O.submetallicus How.	Nezara viridula L.	Devis, 1964
	O.trinidadensis Crawf.	Nezara viridula L.	Devis, 1964

L'analyse du tableau 4 montre que certaines espèces sont plus ou moins localisées, alors que d'autres présentent une très vaste répartition géographique. C'est ainsi qu'une espèce comme O.chrysopae semble appartenir à deux régions biogéographiques très différentes : la Région holarctique et la Région orientale. Il en est de même pour O.trinidadensis (Régions holarctique et orientale), O.clisiocampae (Régions holarctique, australienne et néotropicale) et O.submetallicus (Régions orientale et néotropicale), mais il est possible que

ces espèces aient fait l'objet d'acclimatation.

Dans la Région holarctique deux espèces sont largement réparties : O.telenomicida signalée au Maroc, en Espagne, en Syrie, en Iran, en Turquie et en U.R.S.S. et O.pityocampae signalée au Maroc, en Espagne, au Portugal, en France, en Grèce et en Yougoslavie.

Le genre Ooencyrtus groupe essentiellement des espèces parasites oophages. LEGNER & BAY (1965) signalent, cependant, avoir obtenu des individus d'O.submetallicus à partir de pupes d'Hippelates pusio LEOW esposées dans la nature pour le piègeage des parasites de ce Diptère. Ils soulignent ainsi la complexité des relations hôtes-parasites au sein du groupe des Hyménoptères entomophages ainsi que le rôle pouvant être joué par certaines Diptères à pupes endogées dans le maintien et la propagation des insectes utiles.

Nous-mêmes avons montré que les femelles de O. telenomicida sélectionnaient, de préférence, des oeufs d'Aelia en fin d'évolution contenant pratiquement une larve prête à éclore.

Le tableau 4 indique également que parmi les espèces d'Ooencyrtus dont les hôtes ont été précisés :

. 44 % sont parasites de Lépidoptères : 2 % (Lymantridae) + 2 % (Brassolidae) + 18 % (Lasiocampidae) + 5 % (Lymantridae) + 2 % (Noctuidae) + 5 % (Notodontidae) + 4 % (Papilionidae) + 2 % (Pieridae) + 2 % (Saturnidae) + 2 % (Sphingidae).

. 34 % sont parasites d'Hétéroptères : 11 % (Coreidae) + 2 % (Cydnidae) + 16 % (Pentatomidae) + 5 % (Scutelleridae).

. 4 % sont parasites d'Homoptères Lophopidae.

. 14 % sont parasites de Coléoptères : 2 % (Buprestidae) + 4 % (Cerambycidae) + 4 % (Chrysomelidae) + 4 % (Hesperidae).

. 2 % sont parasites de Névroptères Chrysopidae.

. 2 % sont parasites d'Orthoptères Tettigoniidae.

Il semble donc que les Ooencyrtus soient essentielle-

ment des parasites d'oeufs de Lépidoptères et d'Hétéroptères, plus rarement d'oeufs de Coléoptères, d'Homoptères, de Névroptères et d'Orthoptères.

III - LES OOENCYRTUS DU BASSIN MEDITERRANEEN :

Pour l'identification des espèces d'Ooencyrtus du bassin méditerranéen, nous donnons la table dichotomique ci-dessous basée sur les caractères de la femelle, le mâle ayant été souvent signalé comme inconnu. Cette table utilise essentiellement les caractères morphologiques des antennes, de la tête, des ailes, du mésoscutum et du scutellum. Les caractères de taille et de coloration n'ont pas été retenus car ils sont sujets à de très grandes variations qui dépendent, pour les premiers, du volume et de la nature de l'oeuf-hôte ainsi que des phénomènes de super- et multiparasitisme, pour les seconds, des facteurs écologiques dont le plus important est la température. C'est ainsi que la longueur moyenne d'une femelle de O. nigerrimus peut varier de 1,24 mm à 1,53 mm selon qu'elle est issue d'un oeuf d'A. acuminata ou d'un oeuf d'A. germari et de 1,53 mm à 1,12 mm selon qu'elle s'est développée seule dans un oeuf d'A. germari ou en présence d'une autre larve. De même, la coloration est fonction de la température de développement préimaginal, les individus nés à 20° étant plus sombres que ceux nés à 30°. Ce phénomène serait en rapport avec la formation excessive, sous l'action des basses températures, de mélanine qui vient se déposer dans la cuticule de l'insecte (KUHNELT, 1969).

Table d'identification des espèces d'Oencyrtus du bassin méditerranéen d'après les caractères de la femelle

1.-Scape aussi long que les 4 premiers articles du funicule réunis.....2
-Scape aussi long que les 5 premiers articles du funicule réunis.....6
-Scape aussi long que le funicule.....12

2.-Massue moins longue que les 3 derniers articles du funicule réunis.
. Antennes brun-noirâtres.
. Face d'un bleu très sombre.
. Mésoscutum bronzé, réticulé, avec des files de petits poils grisâtres. Scutellum strié longitudinalement, mat dans sa plus grande partie, lisse et lustré à l'apex.
. Pattes antérieures et intermédiaires jaune-rosé, avec les genoux brun sombre et une petite bande légèrement obscurcie à la base des fémurs et tibias intermédiaires ; pattes postérieures avec les genoux et les fémurs brun-noirâtre.
. Abdomen uniformément de couleur noire avec reflets bronzés.
. Parasite d'oeufs de Lépidoptères Lymantridae et Bombycidae.....O. obscurus

-Massue aussi longue ou plus longue que les 3 derniers articles du funicule réunis.....3

3.-Front un peu plus large que long.....4
-Front plus long que large.....5

4.-Premier article du funicule environ la moitié du second
. Antennes jaunâtres, avec le dos du scape et la moitié basale du pédicelle obscurcis.
. Vertex et face bleus ; front vert doré.
. Mésoscutum et scutellum vert doré ; scutellum finement réticulé sur le côté, lisse à l'apex.

. Abdomen de couleur bleue
. Pattes jaunâtres avec les fémurs et les tibias légèrement colorés de brun sur la face dorsale.
. Parasite d'oeufs de Lépidoptères Lasiocampidae et Notodontidae..... O. neustriae

-Premier article du funicule presque aussi long que le second.
. Antennes gris foncé, avec la face ventrale du scape et du pédicelle plus claire.
. Vertex de couleur sombre, avec des reflets violacés ou bleu-vert.
. Mésoscutum finement réticulé et recouvert de nombreuses soies blanchâtres.
. Pattes jaune-ocre, avec parfois un anneau sombre à la base des tibias.
. Abdomen de couleur noirâtre.
. Parasite d'oeufs d'Hétéroptères Coreidae.
..... O.gonoceri

5.-Stemmates en triangle presque équilatéral.
Axilles très séparés entre eux.
. Antennes jaunes ou brun jaunâtre.
. Front et vertex de couleur verte avec quelques reflets dorés ; face intensément bleue ; joues bleu-vert.
. Mésoscutum et scutellum de couleur verte, avec quelques reflets dorés.
. Pattes jaunes avec les hanches de la deuxième et de la troisième paire noirâtres ; dernier tarsomère obscurci.
. Abdomen vert foncé, avec irisations métalliques ; premier et dernier segment intensément vert-doré.
. Parasite d'oeufs de Lépidoptères Notodontidae.
..... O. pityocampae

-Stemmates en triangle aigu, les postérieurs beaucoup plus proches entre eux que du stemmate antérieur.
Axilles peu séparés entre eux.
. Antennes jaunâtres ; dos du scape et base du pédicelle brunâtres.

. Tête noir-violet presque mat.
. Mésoscutum bleu. Apex du scutellum de couleur violette, très brillante ; moitié basale d'un noir-violet presque mat.
. Pattes jaunes.
. Abdomen violet sombre, avec le premier segment jaune.
. Hôte inconnu..... O.fasciatus

6.-Pédicelle moins long que les 2 premiers articles du funicule réunis.....7

-Pédicelle aussi long ou plus long que les 2 premiers articles du funicule réunis.....9

7.-Massue aussi longue ou plus longue que les 3 derniers articles du funicule réunis.
. Antennes brun-jaunâtre avec le scape, le pédicelle et les articles basaux du funicule brun-noirâtre.
. Tête noir-verdâtre ; face bleutée.
. Mésoscutum vert bronzé très sombre, avec 3 files transversales de petits points noirs. Scutellum noir-bleuté, sauf l'apex qui est vert métallique.
. Pattes antérieures et intermédiaires brunes, avec les genoux, la moitié apicale des tibias et les tarses jaunâtres ; pattes postérieures brunes, avec l'apex des tibias et des tarses jaunâtres.
. Abdomen violet avec quelques irisations métalliques.
. Parasite d'oeufs de Lépidoptères..... O. gravis

-Massue moins longue que les 3 derniers articles du funicule réunis.....8

8.-Tête de forme assez trapézoïdale vue de face. Linea calva simple.
. Antennes brun-ocre foncé sauf le scape qui est brun-noir.
. Vertex noir à très légers reflets bleuâtres ; région comprise entre la partie supérieure du front et le vertex dorée ; partie inférieure du front, face inférieure, protubérance interantennaire et joues noirâtres avec des reflets bleus.

. Mésoscutum noir avec de très légers reflets bleu-violacé, parfois vert-bronzé doré. Scutellum noirâtre à légers reflets violacés, à aspect presque granuleux.
. Pattes jaune-ôcre sauf le dernier article des tarses, les pro- et les méso-coxae, les pro- et les mésofémurs qui sont brun-noir.
. Abdomen jaune-orange, sauf le dernier segment qui est brun-noir.
. Parasite d'oeufs d'Hétéroptères Pentatomidae et Scutelleridae..... O. nigerrimus

-Tête subtriangulaire vue de face.
Linea calva bilobée.
. Région basale et apicoventrale du scape, région distale et ventrale du pédicelle jaune-ocré ; restant de l'antenne brun.
. Tête bleu foncé à reflets légèrement violacés, sauf la région comprise entre la partie supérieure du front et le vertex à reflets dorés ; partie la plus postérieure de la protubérance interantennaire et partie la plus profonde de la dépression frontale à reflets rose-violacé, le reste de la protubérance et de la dépression frontale à reflets bleu intense.
. Mésoscutum vert-bronzé à reflets dorés. Scutellum mauve-violacé.
. Pattes jaune d'or, sauf la partie proximale des mésocoxae et l'extrémité des tarses qui sont brunâtres.
. Trois premiers segments abdominaux jaunes, les autres segments brun-noir.
. Parasite d'oeufs d'Hétéroptères Pentatomidae et Scutelleridae..... O. telenomicida

9.-Massue moins longue que les 3 derniers articles du funicule réunis.
. Antennes jaunes avec la moitié basale du pédicelle et la majeure partie du scape brun-obscur.

. Tête violet-cuivré.
. Mésoscutum violet-pourpre. Scutellum mat et brun-cuivré dans sa moitié basale, verdâtre-doré et très brillant dans sa moitié apicale.
. Fémurs bruns avec extrémité blanchâtre ; tibias blanchâtres, rayés longitudinalement de brun pour les pattes antérieures et postérieures, avec un anneau brun près de la base pour les pattes intermédiaires ; tarses blanchâtres avec tarsomère apical sombre.
. Abdomen noirâtre avec des reflets cuivrés au centre et verts à l'apex.
. Hôte inconnu..... O. proximus

-Massue aussi longue ou plus longue que les 3 articles du funicule réunis.....10

10.-Premier article du funicule presque aussi long que large.....11

-Premier article du funicule deux fois plus long que large.
. Scape, pédicelle et massue noirâtres ; funicule jaune sombre avec les articles 5 et 6 très clairs.
. Vertex et front très finement réticulés, de couleur vert bronzé.
. Mésoscutum noir violacé, avec des reflets métalliques. Scutellum verdâtre, avec des reflets cuivrés.
. Pattes antérieures et postérieures noirâtres, avec les hanches, la base et l'extrémité des tibias et les tarses jaunâtres ; pattes intermédiaires très claires.
. Abdomen noir violacé.
. Parasite d'oeufs de Lépidoptères Lasiocampidae et Notodontidae..... O. vinulae

11.-Scutellum très convexe. Joues moins longues que le diamètre longitudinal des yeux.
. Antennes jaunâtres, avec la majeure partie du scape et les 2/3 basaux du pédicelle noir-bleuté.

. Tête d'une belle couleur vert émeraude ou vert bleuté.
. Thorax jaune clair, avec une tache brunâtre sur le bord antérieur du mésoscutum et l'extrémité du scutellum.
. Pattes jaunes.
. Abdomen violet sombre ou vert sombre, jaune en son centre.
. Parasite d'oeufs de Lépidoptères..... O. elegans

-Scutellum à peine convexe. Joues presque aussi longues que le diamètre longitudinal des yeux.

. Scape noir bleuté ; pédicelle sombre ; funicule jaune, obscurci à sa base ; massue jaune-noirâtre.
. Tête bleue avec reflets dorés sur la face.
. Mésoscutum bleu. Scutellum violet sombre dans sa moitié basale et vert métallique dans sa moitié apicale.
. Pattes jaunes avec fémurs postérieurs brun-noirâtre.
. Abdomen bronzé, avec le segment basal vert métallique très brillant.
. Hôte inconnu..... O. vagus

12.-Massue moins longue que les 3 derniers articles du funicule réunis.

. Région ventrale de l'antenne et base de la région dorsale du scape jaune pâle ; région dorsale de l'antenne brunâtre.
. Vertex de la tête, partie supérieure du front, orbites internes et externes, région postérieure des joues verts à reflets vert bronzé et doré ; face inférieure, joues et région déprimée du front bleues, par endroits vert-bleuâtre à reflets bronzés très faibles ; partie frontale de la protubérance interantennaire à reflets violacés et bleu intense.
. Mésoscutum vert bronzé, par endroits à reflets

cuivrés ou dorés très faibles. Scutellum à surface finement réticulée, exceptée la partie apicale qui est lisse et brillante.

. Pattes jaunes sauf la base des procoxae à leur point d'attachement ; le côté antérieur et postérieur des méso- et métacoxae, la pointe des tarses, la partie proximale externe des métafémurs et des métatibias bruns ou brunâtres ; fémurs postérieurs généralement enfumés, surtout sur le côté externe.

. Abdomen brun-noirâtre avec les régions intersegmentaires flaves, parfois les 3 premiers segments de l'abdomen jaune-orange, lavés de brun postérieurement ; quatrième, cinquième et sixième segments bruns ; septième segment brun-foncé à reflets bleuâtres.

. Parasite d'oeufs d'Hétéroptères Pentatomidae et Scutelleridae..... O. fecundus

-Massue aussi longue ou plus longue que les 3 derniers articles du funicule réunis.....13

13.-Pédicelle moins long que les 2 premiers articles du funicule réunis.

. Antennes jaune-sombre ; scape et base du pédicelle bleu-verdâtre.

. Tête de couleur vert métallique brillant ; face et occiput bleus.

. Mésoscutum et scutellum de couleur vert métallique brillant.

. Pattes jaunâtres avec centre des fémurs et tibias obscurcis.

. Abdomen brun-sombre avec des reflets bronzés.

. Parasite d'oeufs de Lépidoptères Lasiocampidae ..... O. tardus

-Pédicelle aussi long ou plus long que les 2 premiers articles du funicule réunis.....14

14.-Nervure post-marginale presque aussi longue que la nervure stigmale

. Antennes brunes ou brun-jaunâtre.
. Tête bleu-noirâtre.
. Mésoscutum bleu brillant ou violet. Scutellum violet sombre, mat, avec les bords bleuâtres et légèrement brillants.
. Fémurs brun-obscur sur la majeure partie de leur surface et blanchâtres à l'apex ; tibias blanchâtres avec une tache longitudinale brune plus ou moins étendue sur les pattes antérieures et postérieures et un anneau brun, près de la base, sur les pattes intermédiaires.
. Abdomen noir-bleuté, avec des reflets bronzés en son centre.
. Hôte inconnu..... O. azureus

-Nervure post-marginale plus courte que la nervure stigmale.....15

15.-Abdomen de longueur presque identique à celle du thorax

. Scape et pédicelle noir-bronzé ; funicule un peu plus clair.
. Tête vert-bronzé.
. Mésoscutum convexe, presque 2 fois plus large que long, de couleur vert-bronzé, un peu doré et brillant. Scutellum subplan, incliné, assez court, aux côtés convexes.
. Pattes noires ; apex des tibias et tarses intermédiaires et postérieurs rouge-brique.
. Abdomen noir foncé.
. Hôte inconnu..... O. quercicola

-Abdomen plus court que le thorax.....16

16.-Trois premiers articles du funicule de plus en plus grands.

. Antennes de couleur brun-sombre.
. Tête bleu-foncé.
. Mésoscutum légèrement squameux. Scutellum finement réticulé, noir ou bleu sombre ;

bord apical bleu métallique.
. Fémurs noirâtres ; tibias jaunâtres, plus ou moins noirâtres à leur base.
. Abdomen bleu-foncé.
. Parasite d'oeufs de Lépidoptères Lymantridae..... O.kuwanae

-Trois premiers articles du funicule presque égaux.....17

17.-Mésoscutum avec des files transversales de petits poils noirs.
. Antennes jaune-foncé ; scape noir-bleuté, jaune à l'apex ; pédicelle sombre ; funicule et massue brun-jaunâtre.
. Tête d'un bleu-violet ; vertex et front de couleur cuivre bronzé.
. Mésoscutum et scutellum violet cuivré ; apex du scutellum bleu.
. Pattes antérieures noirâtres, avec les genoux, la moitié apicale des tibias et les tarses jaune-blanchâtre ; pattes intermédiaires et postérieures avec les genoux, les trochanters et les fémurs noirâtres.
. Abdomen bleu métallique avec des irisations verdâtres et cuivrées.
. Parasite d'oeufs de Lépidoptères Lasiocampidae et Lymantridae..... O. masii

-Mésoscutum avec des files transversales de petits poils blancs.
. Antennes brunes avec scape blanchâtre.
. Front et vertex avec reflets de couleur violet métallique.
. Mésoscutum presque lisse, finement squameux, avec reflets violet métallique. Scutellum lisse, large et un peu brillant.
. Pattes brun-clair.
. Abdomen de couleur violette.
. Hôte inconnu..... O. distinctus

Au Maroc, 6 espèces d'Ooencyrtus ont été signalées jusqu'à présent : O. fecundus, O. nigerrimus et O. telenomicida sur oeufs d'Aelia et d'Eurygaster, O. kuwanae, O. masii et O. obscurus sur oeufs de Lymantria dispar L.

Le 5.2.1972 nous avons obtenu à partir d'une ponte de Rhinocoris iracundus SCOP. (Hem. Reduviidae) trouvée dans une olivette d'Aïn Taoujtat une femelle d'Ooencyrtus se différenciant de celle d'O. telenomicida par un scape plus foncé et un thorax plat et mat (convexe et brillant chez O. telenomicida).

Nous avons fait parasiter à cette femelle des oeufs d'A. cognata, puis nous l'avons conservée à basse température (15°) jusqu'au moment de l'émergence de ses premiers descendants qui étaient tous du sexe mâle (parthénogenèse arrhénotoque). La femelle a été ensuite fécondée par l'un de ses fils, ce qui a permis d'obtenir une lignée consanguine constituée de mâles et de femelles. Nous avons procédé alors au test d'interfécondation avec O. telenomicida (tableau 5). Les essais ont été réalisés à 25° et 60 % d'humidité relative et ont porté chaque fois sur 10 couples isolés.

- Tableau 5 -

Test d'interfécondation (F_1)

Croisements	Descendance	
	Mâles	Femelles
a) ♀ Ooencyrtus n.sp. x ♂O. telenomicida	272	194
b) ♀ Ooencyrtus n.sp. x ♂Ooencyrtus n.sp.	164	268
c) ♀ vierges d'Ooencyrtus n.sp.	341	-
d) ♀ O. telenomicida x ♂Ooencyrtus n.sp.	131	241
e) ♀ O. telenomicida x ♂O. telenomicida	112	199
f) ♀ vierges d'O. telenomicida	366	-

Le croisement réciproque des individus de la nouvelle

souche avec ceux d'O. telenomicida s'est donc révélé positif et a donné des effectifs de descendance aussi importants que dans les croisements intraspécifiques, ce qui laisse supposer que nous sommes en présence d'une seule et même espèce. On peut toutefois penser également à un phénomène d'hybridation. Les espèces se répartissent, en effet, en deux groupes : les espèces hétérogénésiques qui ne se fécondent pas réciproquement, et les espèces homogénésiques qui donnent naissance à des hybrides. Ces hybrides sont ou bien stériles ou bien de fécondité limitée. Dans ce dernier cas, seules les femelles sont fécondes, les mâles ne l'étant que très exceptionnellement. Les exemples d'espèces interfertiles sont déjà nombreux dans la Classe des insectes. C'est ainsi que COUSIN (1967) a pu réaliser des croisements entre plusieurs espèces de Gryllides, ce qui lui a permis de définir des groupes d'espèces à parenté génétique manifeste. Nous citerons également les cas d'hybridation interspécifique au sein du groupe "Anopheles gambiae" et qui se traduisent par une descendance mâle complètement stérile, caractéristique pouvant être favorablement exploitée en matière de lutte autocide.

Pour vérifier l'hypothèse d'une hybridation, nous avons procédé au croisement respectif des individus F_{1a} et F_{1d} issus des croisements indiqués au tableau 5. Les résultats sont consignés dans le tableau 6.

- Tableau 6 -

Test des hybrides (F_2)

Croisements	Descendance	
	Mâles	Femelles
♀ F_{1a} x ♂ F_{1a}	77	312
♀ vierges F_{1a}	319	-
♀ F_{1d} x ♂ F_{1d}	54	171
♀ vierges F_{1d}	314	-

Les individus F_{1a} d'une part et F_{1d} d'autre part sont donc féconds entre eux, les mâles manifestant une fertilité identique à celle des parents. Le même type de parthénogénèse se retrouve également chez les femelles vierges. Cette parfaite harmonie des caryotypes et des modalités de la reproduction parthénogénétique (parthénogenèse arrhénotoque) est bien la preuve que les individus de notre nouvelle souche, obtenus à partir d'une lignée consanguine, et ceux appartenant à O. telenomicida ne constituent qu'une seule et même espèce. Les deux groupes d'individus étant sympatriques ne peuvent constituer des sous-espèces différentes ; les variations morphologiques observées peuvent, tout au plus, leur accorder le statut de races distinctes.

IV - SPECIFICITE PARASITAIRE :

A) Les facteurs de spécificité parasitaire.

La spécificité parasitaire est un autre critère de différenciation des espèces dont l'importance apparaît surtout lors de l'utilisation pratique des entomophages comme le précise THOMPSON (1951) : "the understanding of what we call specifity is one of the most important problems involved in the scientific investigation of biological control and in attempts to establish this phase of economic entomology on a scientific basis".

Les facteurs aboutissant à la spécificité parasitaire peuvent être classés en quatre catégories :

-1- Coïncidence spatiale :

Nous savons que les différents organismes qui composent une biocénose ne vivent pas en vrac dans l'espace ; ils y occupent des emplacements souvent bien définis tout en étant variables dans le temps lorsqu'il s'agit d'animaux mobiles. L'existence de cette localisation joue un rôle essentiel dans la vie de la biocénose puisqu'elle permet ou empêche la rencontre des diverses espèces et, d'une façon plus générale, préside

à leurs relations.

La répartition spatiale des êtres vivants peut être envisagée d'une part sur un plan horizontal et d'autre part selon un axe vertical. Dans le premier cas, les exigences propres d'un parasite du point de vue méso- et microclimatique qui définissent son aire de répartition potentielle, peuvent être différentes de celles des insectes phytophages susceptibles d'être attaqués par ce parasite. Ce cas est très bien illustré par la Processionnaire du chêne Thaumetopoea processionea L. qui, dans la nature, est rarement parasitée par Phryxe caudata ROND (Dipt. Larvaevoridae). BILIOTTI (1956) remarque, en effet, que les zones d'habitat de T. pityocampae, hôte normal de P. caudata, et de T. Processionea sont relativement séparées.

Le milieu physique, par ailleurs, ne reste pas constant le long d'une verticale ; il présente d'une part des discontinuités brusques, comme le passage de l'atmosphère au sol ou le passage de l'atmosphère à un milieu aquatique, et d'autre part des gradients progressifs de température, d'humidité, de pression, d'intensité lumineuse, de teneur en oxygène, etc... L'ensemble de ces discontinuités et de ces gradients définissent des strates caractérisées par une certaine distribution des organismes végétaux et animaux. L'existence de cette stratification peut se traduire par une absence de rencontre entre un entomophage et un phytophage. C'est ainsi qu'en matière de lutte biologique il serait parfaitement illusoire de vouloir utiliser contre un puceron vivant dans la strate herbacée, une coccinelle qui fréquente de préférence la strate arbustive ou la strate arborescente, même si le puceron incriminé peut constituer une excellente nourriture de laboratoire pour le prédateur envisagé. Il est donc indispensable de sélectionner l'espèce adiphage la plus adaptée à la strate végétale concernée (IPERTI, 1965 et 1966).

-2- Coïncidence temporelle :

L'alternance du jour et de la nuit introduit dans la vie de la plupart des animaux un rythme nycthéméral dont l'im-

portance est essentielle. La rencontre parasite-hôte, en particulier, ne peut se réaliser que s'il y a concordance partielle ou totale entre leurs périodes d'activité journalière.

La succession des saisons se traduit de son côté par l'existence d'un cycle biologique caractéristique de chaque espèce. L'efficacité d'un parasite vis-à-vis d'un phytophage sera fonction de la coïncidence plus ou moins parfaite de leurs cycles biologiques. En l'absence de synchronisme, le parasite ne pourra se maintenir que s'il a la possibilité de s'adapter à des hôtes intermédiaires.

Un exemple de corrélation des cycles biologiques nous est donné par BILIOTTI (1956) avec une Tachinaire Carcelia processioneae RATZ, qui parasite les chenilles de T. processionea. Il constate que le parasite subit une diapause larvaire dont la durée équivaut à l'ensemble de la vie nymphale, de la vie imaginale et du développement embryonnaire de l'hôte. Ce dernier subit de son côté une diapause au stade d'embryon prélarvaire. Le jeu de ces deux mécanismes, apparemment indépendants, assure pour chaque génération l'apparition des Mouches après l'éclosion des jeunes chenilles.

-3- Aptitude du parasite à prendre possession de l'hôte :

L'hôte peut manifester des réactions défensives à l'égard du parasite. Beaucoup de chenilles, lorsqu'elles perçoivent l'approche du parasite, se laissent tomber au sol. D'autres sont capables de détruire l'ectoparasite à l'aide de leurs mandibules ou de le faire tomber en s'agitant violemment.

MICHEL (1973) a étudié les réactions de défense de Megoura viciae BUCKTON et Macrosiphum avenae F. (Hom. Aphididae) à l'égard d'Aphelinus asychis WALKER (Hym. Aphelinidae) et constaté que ces deux Aphides n'étaient jamais parasités en raison de leur grande mobilité qui leur permet d'échapper aux piqûres de ponte de l'Aphelinus.

Dans le cas des Tachinaire Ctenophorocera pavida MEIG. et Cyzenis albicans FALL. dont les oeufs microtypes sont avalés par l'hôte au moment de la prise de nourriture, BILIOTTI a montré que l'éclosion n'a lieu que si le chorion est éclaté au moment du passage de l'oeuf entre les mandibules. La spécificité de l'attaque sera donc fonction de la forme et de la taille des pièces buccales de l'hôte.

-4- Corrélation physiologique hôte-parasite :

Pour BILIOTTI, "la réalisation complète de la vie endo-parasitaire dépend d'une corrélation étroite entre les physiologies de l'hôte et du parasite ; le développement peut s'arrêter lors d'une des crises qui marquent l'évolution normale". C'est ainsi que les larves de P. caudata ne dépassent pas le stade de vie libre dans la cavité générale de l'hôte inhabituel Euproctis chrysorrhoea L. car elles sont très vite neutralisées par une intense activité phagocytaire de l'hôte.

Le parasite peut parfois se trouver complètement isolé ou même éliminé par enkystement comme c'est le cas pour les oeufs d'Aphelinus semiflavus Howard déposés à l'intérieur du corps de Myzus ascalonicus DONC. (WILBERT, 1964).

B) Spécificité parasitaire des Ooencyrtus :

La littérature offre peu de précisions sur la spécificité des Ooencyrtus. BILIOTTI (1961) signale avoir obtenu O. masii, espèce considérée comme inféodée aux oeufs de M. neustria à partir de pontes de Thaumetopoea solitaria L. Au laboratoire, cette espèce a pu également accomplir tout son cycle sur des oeufs de Phalera bucephala L. et pondre sur ceux de T. pityocampa débarrassés de leurs écailles.

En ce qui concerne O. fecundus, O. nigerrimus et O. telenomicida, parasites des oeufs d'Aelia et d'Eurygaster, FERRIERE & VOEGELE (1961) précisent avoir pu les faire pondre au laboratoire sur des oeufs de deux Lépidoptères : Amorpha populi austanti STAUDINGER (Sphingidae) et Taragama repanda HUEBNER (Lasiocampidae).

Nous même avons pu obtenir la ponte de nos trois Ooencyrtus, sur cette dernière espèce, mais aucun d'entre eux n'a pu s'y développer.

L'absence de synchronisme permanent entre le cycle biologique des Ooencyrtus et celui des Aelia, démontrée à l'aide de piégeages effectués dans différents biotopes et d'élevages réalisés dans des conditions naturelles, nous a incité à rechercher les hôtes complémentaires possibles pour ces Ooencyrtus. Quarante-cinq espèces appartenant à six ordres et vingt-cinq familles ont été testées au laboratoire. Le tableau 7 indique les espèces n'ayant pas reçu d'oeuf (-) et celles qui en ont reçu (+) et qui ont assuré une descendance normale (D), réduite (d) ou nulle (0).

- Tableau 7 -

Spécificité parasitaire des Ooencyrtus

Espèces ayant reçu (+) ou non (-) un oeuf d'Ooencyrtus (1 = O.fecundus, 2 = O. Nigerrimus, 3 = O. telenomicida) et ayant assuré une descendance normale (D), réduite (d) ou nulle (0).

Espèces	Plantes refuges	Parasitisme		
		1	2	3
A- HETEROPTERES				
- Capsidae				
Eugytatus tenuis Reuter	Nicotiana tabacum L.	-	-	-
Lygus pratensis L.	Beta vulgaris L.	-	-	-
- Coreidae				
Centrocoris variegatus Keti	Paronychia argentae L.	+ D	+ D	-
Coreus bos Dhrn	Erodium malacoides Wild	+ D	+ D	+ D
- Cydnidae				
Brachypelta aterrima Forst	Euphorbia helioscopa L.	-	-	-
- Lygeidae				
Spilostethus pandurus F.	Nicotiana tabacum L.	+	-	-
- Pentatomidae				
Aelia acumunata L.	Triticum vulgare Vill.	+ D	+ D	+ D
Aelia cognata Fieb.	Triticum vulgare Vill.	+ D	+ D	+ D
Aelia germari Kuest	Triticum vulgare Vill.	+ D	+ D	+ D
Carpocoris fuscispinus Boh.	Carduus tenuiflorus Curt.	+ D	+ D	+ D
Dolycoris numidicus How.	Calendula arvensis L.	+ D	+ D	+ D
Eurydema ornatum L.	Hirschfeldia adpressa M.	+ D	+ D	+ D
Irochrotus maroccanus n. sp	Agrostis alba L.	+ D	+ D	+ D
Nezara viridula L.	Medicago sativa L.	+ D	+ D	+ D
Rhaphigaster haraldi Lindg	Salix babylonica L.	+ D	+ D	+ D
Solenostethium Lynceum F.	Schinus molle L.	+ D	+ D	+ D
- Pyrrhocoridae				
Pyrrhocoris apterus L.	Tilia platyphylla Scop.	+ D	+ D	+ D
- Reduviidae				
Rhinocoris iracundus Scop.	Olea europaea L.	+ D	+ D	+ D
- Scutelleridae				
Eurygaster austriaca Schrk.	Triticum vulgare Vill.	+ D	+ D	+ D
Eurygaster hottentota F.	Triticum vulgare Vill.	+ D	+ D	+ D
Eurygaster maura L.	Triticum vulgare Vill.	+ D	+ D	+ D
Graphosoma lineata L.	Ferula communis L.	+ D	+ D	+ D
Graphosoma semipunctata Fabr.	Ferula communis L.	+ D	+ D	+ D
Odontotarsus grammicus L.	Chrysanthemum myconis L.	+ D	+ D	+ D
Psacasta horvathi Royer	Echium horridum Batt.	+ D	+ D	+ D
Ventocoris nigellae F.	Nigella hispanica L.	+ D	+ D	-

- Tableau 7 - (suite)

B- HOMOPTERES				
- Cicadidae				
Cigale (non déterminée)	Andropogon hirtus L.	-	-	-
- Jassidae				
Tettigella viridis L.	Fraxinus angustifolia V.	-	-	-
C- COLEOPTERES				
- Chrysomelidae				
Chrysomela viridana Kust	Mentha rotundifolia Huds.	-	-	-
Plagiodera versicolor Laich	Salix alba L.	-	-	-
- Coccinellidae				
Chilocorus kuwanae Silv.	Espèce coccidiphage	-	-	-
D- LEPIDOPTERES				
- Arctiidae				
Arctia ungemachi Le Cerf	Populus alba L.	-	-	-
- Bombycidae				
Bombyx mori L.	Morus alba L.	-	-	-
- Cossidae				
Cossus cossus L.	Pirus malus L.	-	-	-
- Hyponomeutidae				
Hyponomeuta malinellus Zell	Pirus malus L.	-	-	-
- Lasiocampidae				
Malacosoma neustria L.	Pirus malus L.	+ d	+ d	+ d
Taragama repandum Hbn.	Quercus suber L.	+ 0	+ 0	+ 0
- Lymantridae				
Lymantria dispar L.	Quercus suber L.	-	-	-
Stilpnotia salicis L.	Populus alba L.	-	+ D	+ D
- Noctuidae				
Spodoptera littoralis Boisd.	Gossypium hirsutum L.	-	-	-
- Pieris				
Pieris brassicae L.	Brassica oleracea L.	-	-	-
- Pyralidae				
Ephestia kuhniella Zell.	Triticum vulgare V.	-	-	-
- Saturnidae				
Saturnia pyri Schiff	Pirus communis L.	-	-	-
- Sphingidae				
Celerio euphorbiae L.	Euphorbia lathyris L.	+ 0	-	-

- Tableau 7 - (suite)

E- NEVROPTERES				
- Planipenne, Ascalaphidae				
Ascalaphus sp.	Avena sterilis L.	+ D	+ D	+ D
F- Phasmoptères				
Clonopsis gallica Charp.	Spartium junceum L.	-	-	-

Tous les Pentatomidae et Scutelleridae testés ont permis un développement normal des parasites, à l'exception de V. nigellae dont les oeufs n'ont pas été parasités par O. telenomicida.

Les trois espèces d'Ooencyrtus ont pu également accomplir leur développement aux dépens du Reduviidae : R. iracundus, du Coreidae : C. bos et du Pyrrhocoridae : P. apterus.

Les oeufs de C. variegatus n'ont été parasités que par O. fecundus et O. nigerrimus.

Un faible parasitisme des pontes de S. pandurus par O. fecundus a été noté, mais aucun développement n'a été observé.

Aucun Ooencyrtus n'a parasité les oeufs des trois Hétéroptères : B. aterrima, L. pratensis et E. tenuis.

Les essais de parasitisme ont été également négatifs avec les Homoptères : T. viridis et une Cigale non déterminée, les Coléoptères : C. viridina, P. versicolor et C. kuwanae, les Lépidoptères : P. brassicae, S. littoralis, E. kühniella, C. cossus, S. pyri, H. malinellus, B. mori, A. ungemachi et L. dispar, le Phasmoptère : C. gallica.

Les oeufs de deux Lépidoptères Lasiocampidae, M. neustria et T. repandum., ont été parasités par les trois Ooencyrtus mais seul le premier a permis l'obtention de quelques rares descendants.

Les pontes de S. salicis n'ont pas été parasitées par O. fecundus mais ont permis un développement tout à fait normal des deux autres espèces.

Les oeufs du Planipenne Ascalaphus sp. se sont avérés aussi favorables à la multiplication des trois Ooencyrtus que ceux d'Aelia ou d'Eurygaster.

L'éventail des hôtes possibles est donc assez large, avec une préférence marquée pour les oeufs d'Hétéroptères.

Il semblerait que le choix des oeufs se ferait en fonction de leur taille et des caractéristiques de leur chorion. Nous avons remarqué, en effet, que les oeufs de toute petite taille n'étaient jamais parasités. Il en est de même pour ceux dont le chorion présente une résistance mécanique élevée. C'est ainsi que les oeufs de M. neustria sont toujours parasités sur le côté qui est une zone de moindre résistance du chorion. Ce dernier doit cependant être suffisamment résistant pour maintenir le pédoncule en place et éviter qu'il ne se détache à la suite des mouvements de la larve à l'intérieur de l'oeuf-hôte.

De nombreuses prospections effectuées dans différents biotopes marocains nous ont permis de mettre en évidence l'intérêt de cinq espèces d'Hétéroptères en tant qu'hôtes complémentaires ou de remplacement pour les Ooencyrtus. Il s'agit de deux Scutellerides : G. semipunctata et G. lineata, et de trois Pentatomides : E. ornatum, D. numidicus et C. fuscispinus. Ces espèces sont assez communes au Maroc, et leurs pontes sont fréquemment parasitées dans la nature.

La découverte le 5 février 1972, dans une olivette d'Aîn Taoujtat, d'une ponte de R. iracundus (Het. Reduviidae) parasitée par O. telenomicida et le 25 juillet 1974, dans un verger de pommiers d'Immouzer, d'une ponte de Porthesia similis FUSSL. (Lep. Lymantridae) parasitée par O. fecundus indiquerait que les hôtes naturels de substitution sont beaucoup plus variés qu'on ne pourrait le penser. Les deux biotopes dans lesquels les pontes ont été découvertes seraient en rapport avec des lieux possibles d'hivernation ou d'estivation.

C H A P I T R E I I

TECHNIQUES D'ETUDE ET DE METHODES D'ELEVAGE

La conduite de nos recherches sur les Ooencyrtus ne pouvait être assurée qu'en disposant continuellement d'oeufs-hôtes. Cette condition a été réalisée grâce à l'élevage permanent de deux Pentatomidae (Aelia cognata FIEB et Solenostethium lynceum F.) et d'un Scutelleridae (Graphosoma semipunctata FABR), effectué dans une salle climatisée à 30°C et 70 % d'humidité relative, éclairée par des tubes fluorescents lumière du jour (photopériode de 16 h sur 24 h).

- I - TECHNIQUE D'ELEVAGE d'A. COGNATA :

VOEGELE (1961 a) a mis au point une technique d'élevage pour A. acuminata que nous avons repris, sans modification, pour A. cognata.

A) Elevage des larves :

Après éclosion, les larves nouveau-nées sont introduites dans des boîtes en matière plastique transparente de 10 x 6,5 x 2,5 cm reposant sur quatre flacons remplis d'eau

et dans lesquels sont placées des plantules de blé vert. Le fond des boîtes est garni de blé tendre concassé. Une perforation pratiquée dans le couvercle et munie de mousseline fine assure l'aération nécessaire.

Parvenues au troisième stade larvaire, les larves sont transférées dans des cages en bois de 22 x 45 x 60 cm, recouvertes de toile à mailles très fines, et fermées par une porte vitrée sur l'une des faces latérales. Ces cages peuvent recevoir une caissette de blé vert sur laquelle sont disposés quelques épis de blé tendre.

Il est possible de supprimer le blé vert et de réaliser tout le développement larvaire dans une seule cage d'élevage. On utilise alors des cages de 9 x 9 x 22 cm constituées d'un cadre en matière plastique transparente et d'un grillage métallique à maille de 0,8 mm. Ce même grillage métallique permet d'isoler, le long des grandes faces latérales de la boîte, deux compartiments dont l'un est rempli par des grains de blé entier et l'autre par des grains de blé concassés. Le couvercle de la boîte est pourvu de 2 ouvertures de 3,5 x 6,5 cm permettant aux larves de prélever l'eau contenue dans 2 boîtes en matière plastique transparente de 9,5 x 6,5 x 1,2 cm, fermées hermétiquement et dont la face inférieure est percée d'une multitude de petits trous de 0,5 cm de diamètre. L'accès à ces boîtes est facilité par la présence de chiendent à l'intérieur de la cage d'élevage.

B) Elevage des adultes :

Chaque couple est isolé dans un cylindre en matière plastique transparente de 17 cm de haut et 6,5 cm de diamètre dont l'extrémité supérieure est fermée par un couvercle à fond en mousseline et dont l'extrémité inférieure est enfoncée dans le sable d'une caissette semée de blé tendre, en herbe haut de 10 cm. Un fil de fer disposé à l'intérieur du cylindre permet de suspendre des grains de blé tendre collés à une ficelle et une bande de papier de 0,8 x 10 cm destinée à recevoir les pontes.

Notons cependant que cette technique d'élevage ne permet pas d'aller au-delà de la cinquième génération en raison du déclin des souches (baisse de fécondité et de longévité) que l'on enregistre d'une génération à l'autre. Un renouvellement plus ou moins fréquent de la souche s'avère donc nécessaire.

II - TECHNIQUE D'ELEVAGE DE S. LYNCEUM :

Il existe peu d'observations biologiques et écologiques sur cette espèce dont la présence a été signalée au Maroc, en Tunisie, en Algérie, au Portugal et en Syrie (VIDAL, 1949). Elle semble inféodée aux Terebinthacées et se rencontre fréquemment sur Faux-Poivrier (Schinus molle L.). Elle est homodyname et peut ainsi être élevée en permanence au laboratoire. Sa fécondité moyenne est de 560 oeufs et son développement préimaginal s'effectue en 32 jours à 30° C et 70 % d'humidité relative (ABIR, 1973).

Les oeufs, de grande taille, présentent l'avantage d'être complètement hyalins ce qui permet de voir, par transparence, l'évolution des oophages et d'étudier certains phénomènes tels que les interactions hôte-parasite ou la compétition intra- et interspécifique.

A) Elevage des larves :

Après éclosion, les larves sont placées dans des boîtes en plastique de 4 x 9,5 x 6,5 cm, remplies de fruits mûrs de Faux-Poivrier et déposées sur deux tringles parallèles. Le fond et le couvercle des boîtes, largement ajourés, sont garnis de toile de nylon. Une plaque de coton imbibée d'eau et disposée sur le couvercle permet de maintenir une certaine humidité et d'assurer l'alimentation hydrique des insectes.

Parvenues au troisième stade larvaire, les larves sont transférées dans des boîtes de plus grand format (20 x 10 x 8 cm) dont les faces latérales sont percées de trous d'aé-

ration clos par une toile. Ces boîtes sont remplies de feuilles et de fruits de Faux-Poivrier et reçoivent, à leur partie supérieure, un rectangle de coton imbibé d'eau.

B) Elevage des adultes :

Le dispositif d'élevage consiste en des cages en bois de 22 x 45 x 60 cm, recouvertes de mousseline et fermées par une porte vitrée sur l'une des faces latérales. Ces cages reçoivent un flacon rempli d'eau, contenant quelques rameaux de Faux-Poivrier pourvus de feuilles et de fruits mûrs.

Les pontes sont déposées sur la plante-hôte, rarement sur la toile de la cage.

III - TECHNIQUE D'ELEVAGE DE G. SEMIPUNCTATA :

A) Elevage des larves :

Les larves des trois premiers stades sont élevées dans des boîtes identiques à celles décrites pour S. lynceum. Ces boîtes sont remplies de graines de férule munies encore de leur columelle pour ne pas entraver la circulation des larves.

Les larves L_4 sont transférées dans des cages de 22 x 45 x 60 cm contenant une caissette de blé germé et dans laquelle on dispose quelques ombelles de férule.

B) Elevage des adultes :

VOEGELE (1966) utilise le même type de cage que précédemment mais installe sur la caissette une armature métallique entièrement démontable et constituée de deux cadres de 30 x 40 cm reliés par trois tiges de fer transversales de 35 cm de longueur. Les montants supérieurs des cadres sont crantés de façon à recevoir onze tringles de fer sur lesquelles sont

disposées, alternativement, des bandelettes de toile destinées à recevoir les pontes et des bandelettes de papier recouvertes de grains de férule.

Nous avons modifié cette technique en supprimant notamment le blé germé.

Le dispositif d'élevage adopté comporte une boîte en polystyrène de 20 cm de haut sur 12 cm de diamètre, reposant sur un récipient rempli d'eau. Le fond de la boîte est percé d'un trou par où passe un tube grillagé, de 3 cm de diamètre, garni de coton hydrophile permettant de maintenir une certaine humidité et d'assurer l'alimentation hydrique des insectes. Le couvercle et la paroi de la boîte présentent des trous d'aération clos par une gaze. Une armature métallique en fil de fer galvanisé placée à l'intérieur de la boîte permet de suspendre des bandelettes de toile pour la ponte et des bandelettes de papier recouvertes de graines de férule.

La nourriture étant un facteur extrinsèque important, nous avons cherché à savoir si la suppression du blé germé n'avait pas de répercussions au niveau de la fécondité, de la longévité, et du rendement quotidien en pontes de G. semipunctata. Ces répercussions éventuelles ont été analysées pendant 5 générations consécutives.

A partir d'un lot initial de 400 larves L_3 nous avons constitué deux souches élevées dans les mêmes conditions et ne différant que par la présence (souche A) ou l'absence (souche B) de blé vert. A chaque génération nous prélevons 10 couples A et 10 couples B sur lesquels porteront les observations. Chaque couple est isolé dans une boîte en polystyrène de 20 cm de haut sur 12 cm de diamètre, disposée sur une caissette de blé vert (couples A) ou reposant sur un récipient rempli d'eau (couples B).

1) Influence du blé vert sur la fécondité de G. semipunctata (tableau 8) :

- Tableau 8 -

Fécondité (après transformation logarithmique)(°) comparée de 2 lots de 10 femelles de G. semipunctata élevées respectivement en présence (A) et en l'absence (B) de blé vert.

Gén.	F_1		F_2		F_3		F_4		F_5	
Lots	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
1	1,380	1,431	1,806	1,556	1,845	1,447	1,771	1,663	1,643	1,544
2	1,556	1,623	1,857	1,643	1,869	1,531	1,857	1,681	1,756	1,580
3	1,568	1,778	1,924	1,643	1,914	1,623	1,863	1,681	1,813	1,613
4	1,690	1,792	1,964	1,732	1,954	1,623	1,919	1,707	1,845	1,633
5	1,778	1,813	2,017	1,740	1,991	1,716	1,924	1,748	1,934	1,763
6	1,799	1,845	2,068	1,778	1,991	1,748	1,991	1,748	1,991	1,778
7	1,806	1,892	2,068	1,954	1,991	1,748	1,991	1,949	2,000	1,845
8	1,294	1,964	2,133	2,033	2,009	1,914	2,004	2,041	2,033	1,845
9	1,954	2,013	2,185	2,086	2,029	1,919	2,190	2,117	2,049	2,049
10	2,021	2,017	2,279	2,104	2,100	2,033	2,196	2,164	2,100	2,049
Total	17,478	18,169	20,302	18,275	19,694	17,304	19,708	18,501	19,166	17,700
Effectif	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Moyenne	1,748	1,817	2,030	1,827	1,969	1,730	1,971	1,850	1,917	1,770
Variance	0,040	0,033	0,021	0,040	0,006	0,034	0,019	0,039	0,021	0,033
Test F	0,653 NS		6,610 S		14,400 S		2,519 NS		3,930 NS	

A partir de la deuxième génération, nous constatons une diminution de la fécondité moyenne du lot B par rapport à celle du lot A ; le test statistique ne révèle cependant de différence significative (au seuil 5 %) que pour les deuxième et troisième générations.

(°) Nous avons toujours veillé, au cours de cette étude, à nous assurer de la validité des méthodes statistiques utilisées et procédé à des transformations chaque fois que c'était nécessaire.

2) Influence du blé vert sur la longévité de *G. semipunctata* (tableau 9) :

- Tableau 9 -

Longévité (après transformation logarithmique) comparée de 2 lots de 10 femelles de *G. semipunctata* élevées respectivement en présence (A) et en l'absence (B) de blé vert.

Gén.	F_1		F_2		F_3		F_4		F_5	
Lots	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
Femelles 1	0,903	1,079	1,000	1,041	1,204	0,954	1,176	0,954	1,146	0,845
2	0,903	1,176	1,000	1,079	1,279	0,954	1,230	1,079	1,176	0,903
3	1,000	1,255	1,079	1,176	1,279	1,114	1,279	1,146	1,230	1,041
4	1,114	1,255	1,079	1,204	1,380	1,114	1,362	1,204	1,255	1,041
5	1,176	1,255	1,255	1,255	1,380	1,146	1,398	1,230	1,279	1,114
6	1,176	1,322	1,301	1,255	1,398	1,204	1,447	1,255	1,301	1,204
7	1,230	1,322	1,380	1,255	1,415	1,204	1,447	1,255	1,301	1,230
8	1,255	1,322	1,380	1,279	1,415	1,255	1,447	1,342	1,301	1,230
9	1,255	1,322	1,415	1,380	1,415	1,255	1,447	1,362	1,301	1,255
10	1,279	1,322	1,447	1,398	1,477	1,362	1,580	1,380	1,322	1,301
Total	11,292	12,632	12,337	12,323	13,642	11,563	13,813	12,209	12,613	11,166
Effectif	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Moyenne	1,129	1,263	1,234	1,232	1,364	1,156	1,381	1,221	1,261	1,116
Variance	0,021	0,006	0,031	0,013	0,007	0,017	0,015	0,018	0,003	0,024
Test F	6,543	S	0,004	NS	18,171	S	7,926	S	7,557	S

Une baisse de la longévité moyenne des femelles B par rapport à celle des femelles A s'enregistre à partir de la 3ème génération.

3) Influence du blé vert sur le rendement quotidien en pontes de G. semipunctata (tableau 10) :

- Tableau 10 -

Rendement moyen en pontes de 2 lots de 10 femelles de G. semipunctata élevées respectivement en présence (A) et en l'absence (B) de blé vert.

Gén.	F_1		F_2		F_3		F_4		F_5	
Lots	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
1	3,00	2,25	4,87	2,93	3,75	3,11	3,36	3,11	3,14	3,73
2	3,70	2,80	5,67	3,05	3,77	3,23	3,50	3,19	3,80	3,75
3	3,76	3,33	5,78	3,27	3,89	3,23	3,50	3,29	3,82	3,91
4	3,77	3,33	5,85	3,33	3,92	3,50	3,61	3,43	3,89	4,12
5	4,00	3,44	5,88	3,37	3,92	3,50	3,61	4,00	4,53	4,12
6	4,20	3,61	6,40	3,67	4,08	3,71	3,84	4,94	4,90	4,46
7	4,50	3,71	6,78	5,00	4,11	3,78	3,93	5,00	5,00	4,75
8	4,67	4,38	7,00	5,08	4,20	4,55	4,13	5,11	5,40	5,00
9	5,00	4,90	7,20	5,12	4,31	4,61	4,23	5,69	5,60	5,60
10	5,53	4,95	7,67	5,68	4,37	4,69	5,53	6,08	6,00	6,22
Femelles										
Total	42,13	36,70	63,10	40,50	40,32	37,91	39,24	43,84	46,08	45,66
Effectif	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Moyenne	4,21	3,67	6,31	4,05	4,03	3,79	3,92	4,38	4,61	4,57
Variance	0,536	0,746	0,723	1,084	0,047	0,369	0,400	1,233	0,860	0,692
Test F	2,298 NS		28,270 S		1,395 NS		1,296 NS		0,011 NS	

La quantité de pontes obtenues quotidiennement n'est pas altérée, la baisse de fécondité enregistrée dans le cas des femelles B étant en rapport avec un raccourcissement de la durée de ponte. La suppression du blé vert n'affecte donc pas le rendement de l'élevage ; elle donne lieu, par contre, à une réduction de la longévité des femelles B par rapport à A.

IV - TECHNIQUE D'ELEVAGE DES PARASITES OOPHAGES :

A) Elevage des souches :

Chaque souche est entretenue dans une boîte en matière plastique transparente de 10 x 6,5 x 2,5 cm reposant sur quatre flacons fermés avec un coton et remplis soit d'eau pure, soit d'eau sucrée à 20 pour cent. Une bandelette de papier buvard enfoncée dans chaque flacon permet aux oophages de prélever ces liquides par capillarité. La boîte contient également une alimentation solide sous forme de goutellettes disposées sur une bande de papier (1,5 x 5 cm), et préparée selon la formule de PARKER (1949) qui consiste à dissoudre au bain-marie 1 g d'agar agar dans 100 cc d'eau puis à ajouter 25 cc de miel et 15 g de sucre. Le couvercle de la boîte présente un trou d'aération clos par une gaze et un trou fermé avec un coton, pour le passage des oophages et des pontes de punaises.

Ces pontes, collées sur une bandelette de papier, sont présentées aux Hyménoptères après 3 jours de nourriture. Le nombre d'oeufs exposés au parasitisme dépend de la population de la boîte de façon à éviter le superparasitisme.

Chaque boîte est accompagnée d'une étiquette portant la référence de la souche et la date d'installation.

B) Elevages individuels :

Les élevages individuels sont réalisés dans des tubes à hémolyse en verre de 0,9 mm de diamètre et 4 cm de longueur, fermés par un tampon de coton. La nourriture est présentée sous forme de 2 gouttelettes de milieu nutritif déposées sur une bandelette de papier que l'on colle à l'intérieur du tube, à l'aide d'un morceau de "scotch". Un morceau de papier buvard, imbibé deux fois par jour, assure l'alimentation hydrique de l'insecte.

Les tubes sont placés dans des boîtes de ZWOLFER (1932) contenant une solution d'acide sulfurique dont la concentration est fonction de l'humidité relative que l'on désire obtenir.

C H A P I T R E III

DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE ET POST-EMBRYONNAIRE

I - DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE :

A) Technique d'étude :

Pour préciser les grandes lignes du développement embryonnaire des Ooencyrtus, une étude histologique a été entreprise sur O. fecundus. Nous nous sommes cependant heurtés à de nombreuses difficultés se rapportant essentiellement à la petitesse du matériel étudié et à la présence d'un pédoncule plus fortement sclérifié que le reste de l'oeuf. De nombreux essais d'inclusion mixte gélose-paraffine s'étant traduits par des échecs au niveau de la coloration des coupes, nous avons dû procéder à l'inclusion directe dans la paraffine. Cette inclusion se faisait sous la loupe binoculaire et au-dessus d'une plaque chauffante de manière à retarder la prise en masse de la paraffine et nous donner ainsi le temps de rechercher rapidement l'oeuf, de le prélever à l'aide d'une micro-cuillère, de l'inclure, puis de l'orienter. La présence d'un pédoncule facilitait ces opérations en évitant de blesser l'oeuf mais, en contre partie, donnait lieu à des décollements et à des déchirures au moment de l'exécution de coupes sériées (6 microns d'épaisseur) au microtome. La petitesse du matériel nous

obligeait, par ailleurs, à passer tout le ruban sous la loupe binoculaire pour ne retenir que le tronçon contenant les coupes.

Les inclusions ont été faites d'heure en heure, après fixation dans du Bouin de Duboscq-Brasil. Trois techniques de colorations furent essayées : hématoxyline, réactif de Schiff, glychémalun-érythrosine. Seules les deux premières techniques ont été retenues, la dernière n'ayant pas donné de bons résultats.

B) Description de l'oeuf :

L'oeuf, du type encyrtiforme, est blanc, translucide, plus ou moins arrondi à chacune de ses extrémités (Pl 1, Fig. 1A). Sa face dorsale est plane et sa face ventrale nettement convexe. L'un de ses pôles se prolonge en un long pédoncule qui atteint près de deux fois la longueur de l'oeuf proprement dit. Au voisinage de son extrémité qui est légèrement renflée et au niveau de son point d'attache sur le chorion de l'oeuf-hôte, ce pédoncule est obturé par une sorte de bouchon noir et opaque dont l'origine nous échappe (Pl 1, Fig 1B).

Les dimensions de l'oeuf sont les suivantes :

- Longueur de l'oeuf ..... 0,16 mm
- Largeur de l'oeuf ..... 0,09 mm
- Longueur du pédoncule ..... 0,31 mm
- Largeur du pédoncule en son centre .... 0,009 mm
- Largeur du pédoncule en son extrémité . 0,012 mm

L'oeuf présente en outre sur sa surface dorsale une zone réticulée ou "plaque aéroscopique" (terme de SILVESTRI, 1919) fourchue à son extrémité apicale et s'étendant sur les trois quarts de la longueur de l'oeuf. Ses dimensions moyennes sont 0,13 mm pour la longueur et 0,045 mm pour la largeur.

Cette plaque, de structure poreuse, apparaît nettement en relief à la surface de l'oeuf (Pl 1,Fig 2) et se

prolonge jusqu'au voisinage de l'extrémité du pédoncule. Peu étendue à la naissance de ce dernier, elle tend progressivement à l'envelopper complètement au fur et à mesure qu'on se rapproche de son extrémité (Pl 1, Fig 1B). Elle est constituée de "cellules" de différentes dimensions (Pl 1, Fig 1C), plus ou moins épaissies et disposées en mosaïque (Pl 1, Fig 1D).

Au moment de la ponte, une partie du pédoncule reste à l'extérieur de l'hôte et permet de maintenir l'oeuf en place. Cette portion du pédoncule, claire au départ, s'assombrit dans les quatre ou cinq heures qui suivent le dépôt. On assiste à un phénomène de mélanisation qui pourrait avoir pour origine une oxydation au contact de l'air.

C) Quelques étapes du développement embryonnaire de O.fecundus

Les nombreuses difficultés auxquelles nous nous sommes heurtés et qui ont été signalées au début de ce chapitre ne nous ont pas permis de suivre tout le développement embryonnaire de O. fecundus ; seules quelques étapes ont pu être précisées (pl 1).

Le développement a été suivi à 30° C, la durée d'incubation à cette température étant de 28 h pour l'espèce étudiée.

L'oeuf fraichement pondu est entouré de deux membranes ; un chorion et une membrane vitelline très fine, transparente, ne prenant pas les colorants. Le cortex ou périplasme est bien développé (oeuf du type déterminé) et enveloppe une masse vitelline granuleuse et translucide (Pl 1, Fig 2).

La phase de multiplication nucléaire intravitelline débute dès la première heure (Pl 1, Fig 3).

Les noyaux issus des divisions successives se dispersent dans le vitellus et ne tardent pas à s'entourer chacun d'un peu de cytoplasme jouant ainsi la fonction

d'énergides (Pl 1, Fig 4). Ces énergides migrent vers l'extérieur et finissent pas atteindre, à 4 h, le cortex où ils forment une sorte de syncytium à la surface de l'oeuf (Pl 1, Fig 5). Très vite des cloisons radiales apparaissent au niveau du cortex, délimitant des cellules. Il se forme ainsi, à 7 h, une véritable assise épithéliale ou blastoderme (Pl 1, Fig 6 A).

La segmentation est donc du type superficiel.

Les cellules épithéliales sont très allongées et semblent être le siège de divisions nucléaires donnant naissance à des noyaux de plus en plus petits (Pl 1, Fig 6 B).

Peu de temps après la formation de la blastule (10 H), on assiste à un épaississement de la région ventrale du germe qui forme un véritable écusson embryogène. Inversement, les cellules de la face dorsale du germe voient leur taille se réduire considérablement formant ainsi une sorte d'endothélium : la séreuse (Pl 1, Fig 7).

La suite du développement embryonnaire nous manque ; seule la formation du stomodeum a pu être observée à 20 h.

A 26 h, la larve est déjà bien constituée (Pl 1, Fig 8). Le mésenteron entoure le reste du vitellus ; il est clos distalement et communique avec le stomodeum dans sa partie antérieure. Les cellules qui tapissent sa paroi sont paveiformes et présentent de gros noyaux.

Les troncs trachéens ne sont pas encore visibles, mais par contre il est possible d'identifier ventralement une chaîne de neuroblastes assez lâche et non organisée en ganglions.

Aucun changement de volume de l'oeuf ne s'observe entre le début et la fin du développement embryonnaire.

- PLANCHE I -

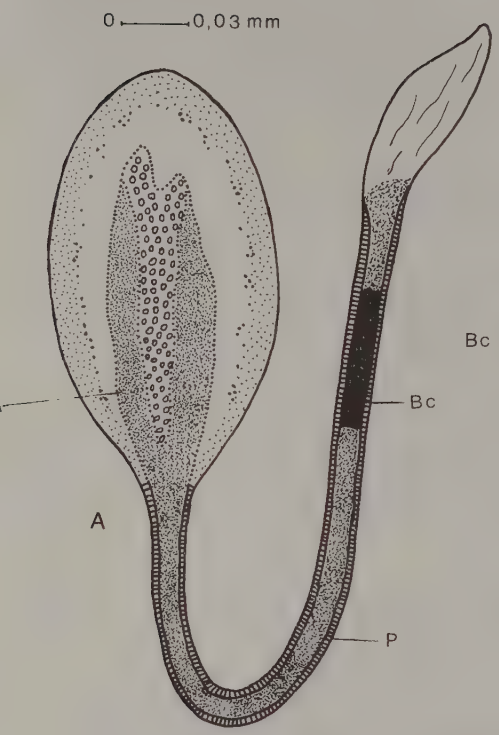
DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE DE O. FECUNDUS :

Fig 1 A - Oeuf en vue dorsale.
Fig 1 B - Coupes transversales du pédoncule au voisinage de son extrémité.
Fig 1 C - Base du pédoncule montrant les "cellules" de la plaque aéroscopique.
Fig 1 D - Extrémité du pédoncule avec "cellules" en mosaïque.
Fig 2 - Coupe transversale d'un oeuf de O H.
Fig 3 - Coupe longitudinale d'un oeuf de 1 h - Phase de multiplication nucléaire.
Fig 4 - Coupe longitudinale d'un oeuf de 3 h - Formation des énergides.
Fig 5 - Coupe longitudinale d'un oeuf de 4 h - Energides ayant migré à la périphérie de l'oeuf.
Fig.6 A - Coupe transversale d'un oeuf de 7 h - Stade blastula.
Fig 6 B - Détails d'une cellule épithéliale.
Fig 7 - Coupe sagittale d'un oeuf de 10 H - Epaississement ventral du germe et formation de la séreuse.
Fig 8 - Coupe longitudinale d'un oeuf juste avant l'éclosion.

Les figures 2 à 8 sont dessinées à la même échelle que 1 A.

P = Pédoncule ; PA : plaque aéroscopique ; Bc = bouchon ;
v = vitellus ; Pe = périplasme ; N = noyau ; En = énergides ;
Sy = syncylium ; C.E. = cellules épithéliales ; Se = séreuse ;
E. Em. = écusson embryogène ; Me = mésenteron ; St = stomodeum ;
Ne = neuroblastes.

PLANCHE I



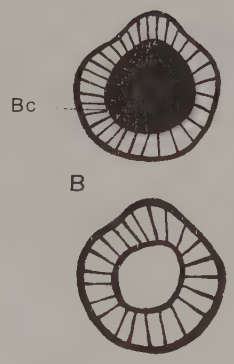
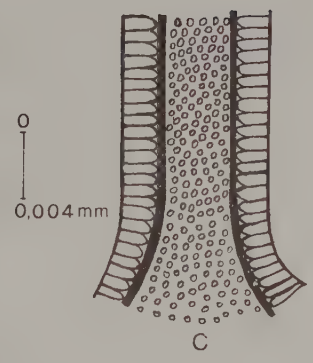
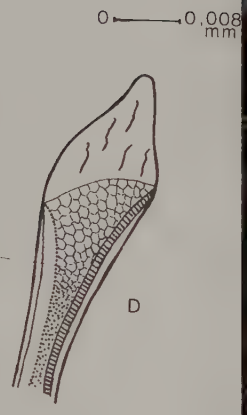


fig 1





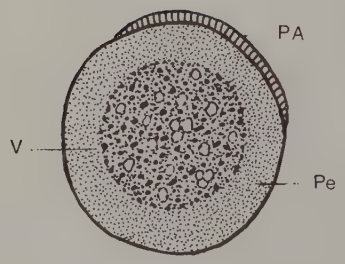


fig 2

fig 3

fig 4

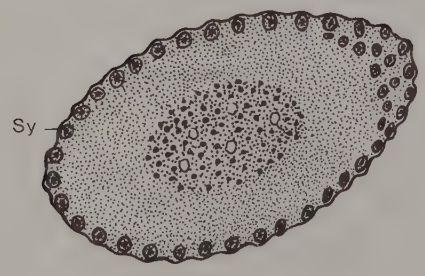
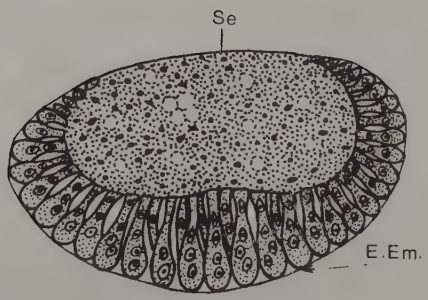


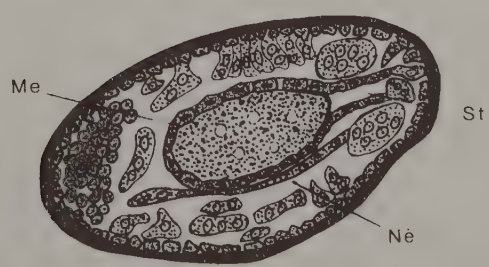
fig 5

fig 6

0 0,012 mm

0 0,03 mm





II - DEVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE :

A) Technique d'étude :

L'étude des stades larvaires de O. fecundus, O. nigerrimus, et O. telenomicida a été réalisée à 30° et 60 % d'humidité relative.

Des oeufs d'A. cognata ont été exposés au parasitisme pendant une heure au maximum, puis disséqués à intervalle d'une heure.

Pour réduire l'hétérogénéité du matériel étudié, seules des femelles vierges ont été utilisées. Dans ces conditions, O. fecundus ne donne que des femelles tandis que la descendance des deux autres espèces ne comporte que des mâles.

L'observation des mues ne nous pas permis de préciser les différents stades larvaires en raison, d'une part de la rapidité du développement à 30°, et d'autre part de la persistance de l'ancienne exuvie qui ne se détache qu'au bout d'un certain temps. Nous avons dû procéder à la mesure, d'heure en heure, des mandibules, ce qui a conduit à la mise en évidence de 4 stades.

Dans le cas de O. fecundus, les valeurs obtenues à ces différents stades sont consignées dans le tableau 11, la longueur considérée étant celle qui sépare l'extrémité mandibulaire apicale du point d'insertion du muscle adducteur (Pl III). Des résultats analogues ont été obtenus avec les deux autres espèces (O. nigerrimus et O. telenomicida).

- Tableau 11 -

Longueur (en microns) des mandibules aux 4 stades larvaires de O. fecundus.

Stades	Longueur			Nombre de mesures
	Minimale	Moyenne	Maximale	
L_1	10,33	11,47 ± 0,67	13,00	31
L_2	14,33	15,40 ± 0,67	16,33	26
L_3	18,00	20,20 ± 0,87	21,33	27
L_4	23,33	25,33 ± 1,13	27,00	23

Il existe donc une petite variabilité individuelle, mais les distributions sont séparées ce qui permet de différencier facilement les 4 stades larvaires.

Ces 4 stades ont pu être confirmés par une étude à 20° qui nous a permis, en raison d'un développement plus lent à cette température, d'observer distinctement les 3 mues larvaires.

La figure 1 précise, pour les 3 espèces d'Oencyrtus l'apparition successive des différents stades de développement aux 2 températures de 30° et 20° respectivement.

L'étude de la morphologie larvaire a été effectuée sur O. fecundus après montage dans le liquide de Berlèse.

Pour mettre en évidence la structure de la capsule céphalique nous avons fait appel au procédé de coloration basé sur l'emploi du noir chlorazol après traitement par la potasse. Nous avons veillé à éviter toute cause de déformation en plaçant notamment des cales (morceaux de pâte à modeler) entre lame et lamelle.

B) Larve du premier stade (Pl II, Fig 1 et 2) :

A son éclosion la larve néonate mesure, en moyenne,

0,5 mm de long et sa plus grande largeur est de 0,19 mm. Son extrémité postérieure reste coiffée par le chorion de l'oeuf auquel elle adhère fortement et dont on ne peut la détacher sans provoquer de lésions. En arrière de la capsule céphalique, neuf segments seulement sont visibles, les autres segments étant indistincts. Le mésentéron, nettement visible par transparence, est animé de mouvements péristaltiques ; il est clos distalement et se prolonge vers l'avant par un tube oesophagien de très petit calibre. La bouche, simple enfoncement de la cuticule de l'insecte, porte une paire de mandibules fines, aigues et légèrement sclérifées ; chacune d'elle mesure 11,47 microns de la pointe à la base (Pl II, Fig 3). L'appareil respiratoire comprend deux troncs longitudinaux latéraux réunis en avant, au niveau du premier segment, par une commissure sus-oesophagienne et en arrière, au niveau du neuvième segment, par une commissure ventrale assez courte. Les deux troncs trachéens se prolongent au-dela de la commissure postérieure et viennent s'ouvrir au niveau de deux stigmates situés sur la plaque aéroscopique (appareil respiratoire du type métapneustique). Chaque tronc latéral donne par ailleurs naissances à 9 rameaux latéro-dorsaux et 9 rameaux latéro-ventraux très fins, situés dans chacun des 9 segments visibles du corps.

La durée du premier stade larvaire est de 13 h à 30° et 60 % d'humidité relative.

C) Larve du deuxième stade (Pl II, Fig 4) :

La larve du deuxième stade mesure 1,8 mm de long et 0,5 mm de diamètre en moyenne. Elle est toujours reliée par sa partie postérieure au pédoncule et son corps comprend 9 segments visibles en plus de la capsule céphalique.

La bouche donne accès dans l'oesophage lequel débouche dans un mésentéron très allongé qui parcourt toute la longueur du corps.

Les parois du mésentéron sont le siège de contractions péristaltiques assez rapides, imprimant à son contenu

ECHELLE DE DEVELOPPEMENT DES OOENCYRTUS

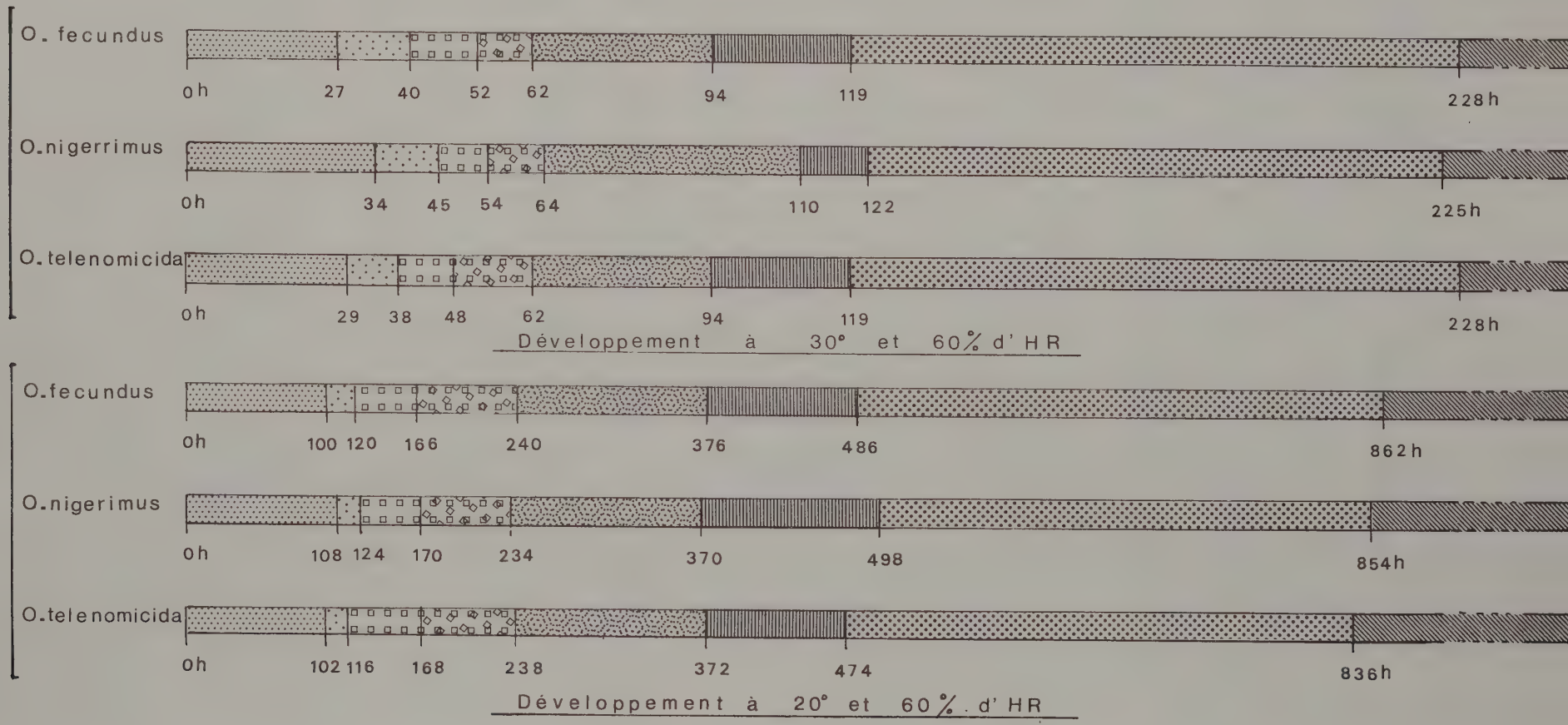


fig 1

un va-et-vient continuel.

Les mandibules mesurent 15,40 microns de longueur et sont très légèrement ambrées ; leurs cuspides, recourbées distalement, se croisent au repos (Pl II, Fig 5). L'appareil respiratoire est identique à celui du premier stade larvaire.

A 30°, la durée de ce deuxième stade larvaire est de 12 h.

D) Larve du troisième stade (Pl II, Fig 6) :

La larve du troisième stade mesure, en moyenne, 2,3 mm de long et 0,7 mm de large. Elle présente le même nombre de segments visibles que précédemment et son extrémité postérieure est encore fermement rattachée au pédoncule.

La bouche est prolongée intérieurement par un oesophage aboutissant brusquement à un mésentéron qui occupe les trois quarts environ de la cavité du corps et qui est rempli d'une substance jaunâtre provenant du vitellus de l'oeuf-hôte, plus ou moins digéré. Une paire de mandibules robustes et sclérifiées encadrent la bouche ; elles mesurent 20,20 microns de long (Pl II, Fig 7).

L'appareil respiratoire présente le même aspect que celui des deux premiers stades larvaires, à la seule différence que les rameaux latéro-dorsaux et latéro-ventraux sont finement ramifiés à leur extrémité.

La durée d'évolution du troisième stade larvaire est de 10 h à la température constante de 30°.

E) Larve du quatrième stade (Pl II, Fig 8 et 9) :

Nettement plus grosse que la précédente, cette larve mesure, en moyenne, 3,2 mm de long et 1,5 mm de large.

Son corps s'élargit jusqu'au cinquième segment puis s'amincit jusqu'à son extrémité. Il comprend 12 segments

visibles, en plus de la tête. Son extrémité postérieure n'adhère plus aussi fortement à la plaque aéroscopique que dans les trois premiers stades larvaires. En fin d'évolution, lorsque le vitellus de l'hôte est totalement consommé, la larve peut même se détacher complètement du pédoncule.

Grâce à des observations in vivo dans du liquide de Ringer et à des montages au noir chlorazol nous avons pu déterminer l'architecture de la capsule céphalique que nous avons schématisé par la planche III. La terminologie utilisée a été en partie empruntée à VANCE & SMITH (1933).

La tête, plus ou moins aplatie, est soutenue par un bouclier céphalique sclérifié et dépourvu de toute ornementation.

Le tentorium comporte une longue barre transverse et deux bras antérieurs bien développés ; il est en outre relié au bouclier céphalique par deux rameaux postérieurs assez courts.

L'orifice atrial est limité vers l'avant par un épistome en arc de cercle et en arrière par un sclérite labial. Le pleurostome se divise en deux courtes branches : un rameau pleurostomal supérieur et un rameau pleurostomal inférieur. Le rameau pleurostomal supérieur se termine par un condyle qui vient se loger dans une alvéole mandibulaire : c'est le point d'articulation antérieur de la mandibule. Une autre cavité mandibulaire latérale vient s'articuler avec l'hypostome. Ce dernier émet un processus hypostomal dirigé vers l'arrière et parallèle au bras antérieur du tentorium. Les deux processus hypostomaux droit et gauche sont réunis par une barre transverse, elle même rattachée au tentorium par deux petites bandelettes. Les mandibules, en position prognathe, sont mues par deux puissants muscles adducteur et abducteur reliés au tentorium ; elles mesurent chacune 25,33 microns de long et présentent un processus incisif bien développé et légèrement recourbé (Pl II, Fig 10).

L'appareil respiratoire comporte deux troncs longitudinaux réunis vers l'avant par un tronc commissural latéro-dorsal, qui passe au niveau de la séparation entre la tête et le prothorax, et vers l'arrière par une commissure latéro-ventrale située au niveau du onzième segment. Les troncs latéraux se prolongent en avant de la commissure antérieure par des ramaux trachéens qui vont se ramifier dans la tête. Dans la région postérieure du corps, chaque tronc latéral se continue au-dela de la commissure ventrale et vient s'ouvrir par un stigmate situé sur le douxième segment. Les troncs longitudinaux émettent 9 paires de rameaux latéro-ventraux et 9 paires de rameaux latéro-dorsaux qui se ramifient sur les faces latérale , dorsale et ventrale du corps, sans s'anastomoser avec ceux du côté opposé. Chaque tronc longitudinal donne par ailleurs naissance à 9 troncs stigmatiques, plus ou moins parallèles aux rameaux latéro-dorsaux, et venant s'ouvrir par des stigmates. L'atrium des stigmates, fortement mélanisé, se présente comme un tronc de cône aux contours irréguliers.

L'appareil digestif est constitué par un puissant sphincter oesophagien qui se prolonge par un sac digestif volumineux qui occupe presque tout le volume de la larve. Le rejet du méconium a lieu vers la fin de ce dernier stade larvaire dont la durée est de 32 h.

F) Prénymphe (Pl II, Fig 11) :

Ce stade transitoire apparaît enveloppé d'une membrane transparente qui n'est autre que l'exuvie du quatrième stade larvaire. La tête est bien individualisée avec des yeux sous forme d'une tache arrondie et noirâtre.

Il n'y a pas encore de délimitation nette entre le thorax et l'abdomen.

Les ébauches des pattes et des ailes présentent certaines caractéristiques déjà signalées par AUBERT (1955) chez les Ichneumonides Pimplines. Les ébauches des tibias

sont appliquées contre celles des fémurs, et disposées en avant de ces dernières.

Les ébauches alaires antérieures sont situées entre les pattes intermédiaires et les pattes postérieures ; elles sont nettement séparées des ailes postérieures, celles-ci étant beaucoup moins développées et reposant sur la partie basale de la dernière paire de pattes.

Le mésenteron, débarrassé de son méconium, n'occupe plus que le quart de la largeur du corps.

Les rudiments des glandes génitales apparaissent sous forme de deux masses ovoïdes, situées à proximité de l'intestin postérieur et de part et d'autre de l'ébauche de l'ovipositeur chez la femelle.

A l'approche de la mue prénymphale, le corps s'étrangle vers son milieu, ce qui permet de distinguer un thorax et un abdomen nettement délimités.

La durée de la prénymphose est de 25 h.

G) Nymphe (Pl II, Fig 12) :

La nymphe, blanche à l'origine, se colore rapidement en jaune paille, tandis que les yeux deviennent brun foncé.

Elle est entourée d'un mince sac dont FLANDERS (1938) a montré que c'est l'équivalent d'un cocon, formation rare chez les Chalcidiens.

Le thorax porte dorsalement trois taches polygonales ambrées dont deux de grande taille et une plus petite.

Les tergites abdominaux présentent, sur chaque segment, une bande transversale brune, interrompue en son milieu.

En fin d'évolution, la tête, le thorax et l'extrémité de l'abdomen se teintent en noir.

Les ébauches alaires sont appliquées contre les parois latérales du corps de l'insecte et sont superposées (aile antérieure sur aile postérieure).

Les ébauches antennaires arrivent jusqu'au niveau des extrémités des gaines des pattes antérieures ou peuvent même les dépasser.

Les pattes postérieures sont disposées de part et d'autre de l'ovipositeur mais n'atteignent pas l'extrémité de l'abdomen. Ce dernier, rétréci à son extrémité, constitue la moitié du corps de la nymphe.

La nymphose est très longue puisqu'elle représente la moitié du développement post-embryonnaire, sa durée étant de 109 h à 30°. L'émergence de l'adulte s'effectue par un trou irrégulier découpé dans la paroi latérale du chorion ou au niveau de l'opercule.

H) Physiologie de la respiration des larves d'Encyrtidae :

Au moment de l'éclosion, le chorion se déchire longitudinalement et se détache en formant une calotte à laquelle la larve nouveau-née reste fermement attachée par son extrémité postérieure.

Etudiant la larve de Blastotrix sericea DALM., IMMS (1918) met en évidence la présence d'un système trachéen de type métapneustique et pense que la larve peut respirer directement l'air atmosphérique grâce au pédoncule qui s'ouvre à l'extérieur.

A la suite de IMMS, divers auteurs ont noté l'existence de deux stigmates caudaux chez diverses larves d'Encyrtides et ont prétendu que l'air atmosphérique était prélevé au niveau de la lumière du pédoncule.

Pour mettre en évidence le rôle respiratoire du pédoncule chez Microterys saissetiae COMP., MAPLE (1947) recouvre ce premier avec de la vaseline ou de la paraffine

fondue et constate que l'oeuf n'éclot pas, ou bien la jeune larve meurt. Cette mortalité peut cependant être attribuée à la température de la paraffine ou à la toxicité de la vaseline à l'égard du matériel étudié.

A la suite de mouvements brusques de la larve à l'intérieur du vitellus de l'hôte, il arrive, comme nous avons pu le constater avec des oeufs de Solenostethium lynceum F., que le pédoncule se détache du chorion ; une telle larve privée de toute communication avec le milieu extérieur ne parvient jamais jusqu'au terme de son développement. Il semble donc que le pédoncule soit indispensable à la survie des jeunes larves.

- PLANCHE II -

DEVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE DE O. FECUNDUS :

Fig 1 - Larve de lier stade (vue latérale).

Fig 2 - Larve de lier stade (vue ventrale).

Fig 3 - Mandibule de la larve primaire.

Fig 4 - Larve de 2ème stade.

Fig 5 - Mandibule de la larve II.

Fig 6 - Larve de 3ème stade.

Fig 7 - Mandibule de la larve III.

Fig 8 - Larve de 4ème stade (vue latérale).

Fig 9 - Larve de 4ème stade (vue ventrale).

Fig 10 - Mandibule de la larve IV.

Fig 11 - Pronymphe.

Fig 12 - Nymphe.

Les larves d'une part et les mandibules d'autre part ont été dessinées respectivement à la même échelle.

PLANCHE II

fig 1

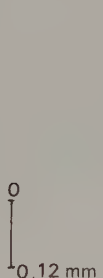


fig 2

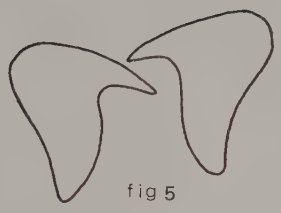


fig 5

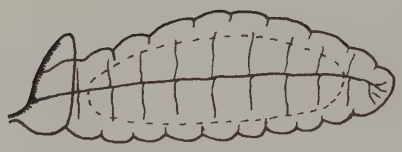


fig 4

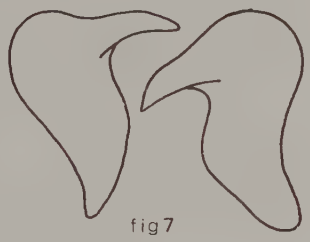


fig 7

fig 3

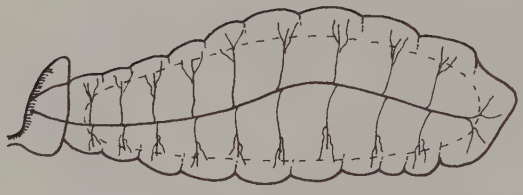


fig 6

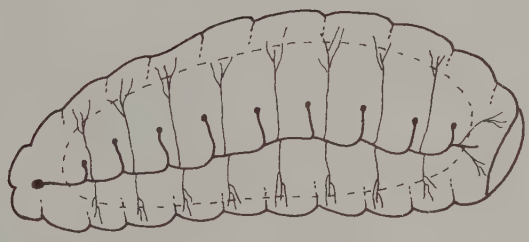


fig 8

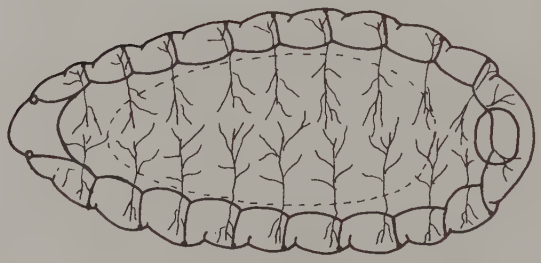


fig 9

fig 10

fig 11

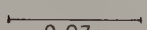


fig 12

- PLANCHE III -

VUE DORSALE ET EN PROJECTION OBLIQUE D'UNE TETE LARVAIRE (L_4) DE O. FECUNDUS

bc = bouclier céphalique.

o.at. = orifice atrial.

ep = épistome.

md = mandibule.

pr.md = processus incisif mandibulaire.

rps = rameau pleurostomal supérieur.

rpi = rameau pleurostomal inférieur.

sc.lb = sclérite labial.

aa = articulation antérieure de la mandibule.

ap = articulation postérieure de la mandibule.

hy = hypostome.

Pr.hy = processus de l'hypostome.

rta = rameau tentorial antérieur.

rtp = rameau tentorial postérieur.

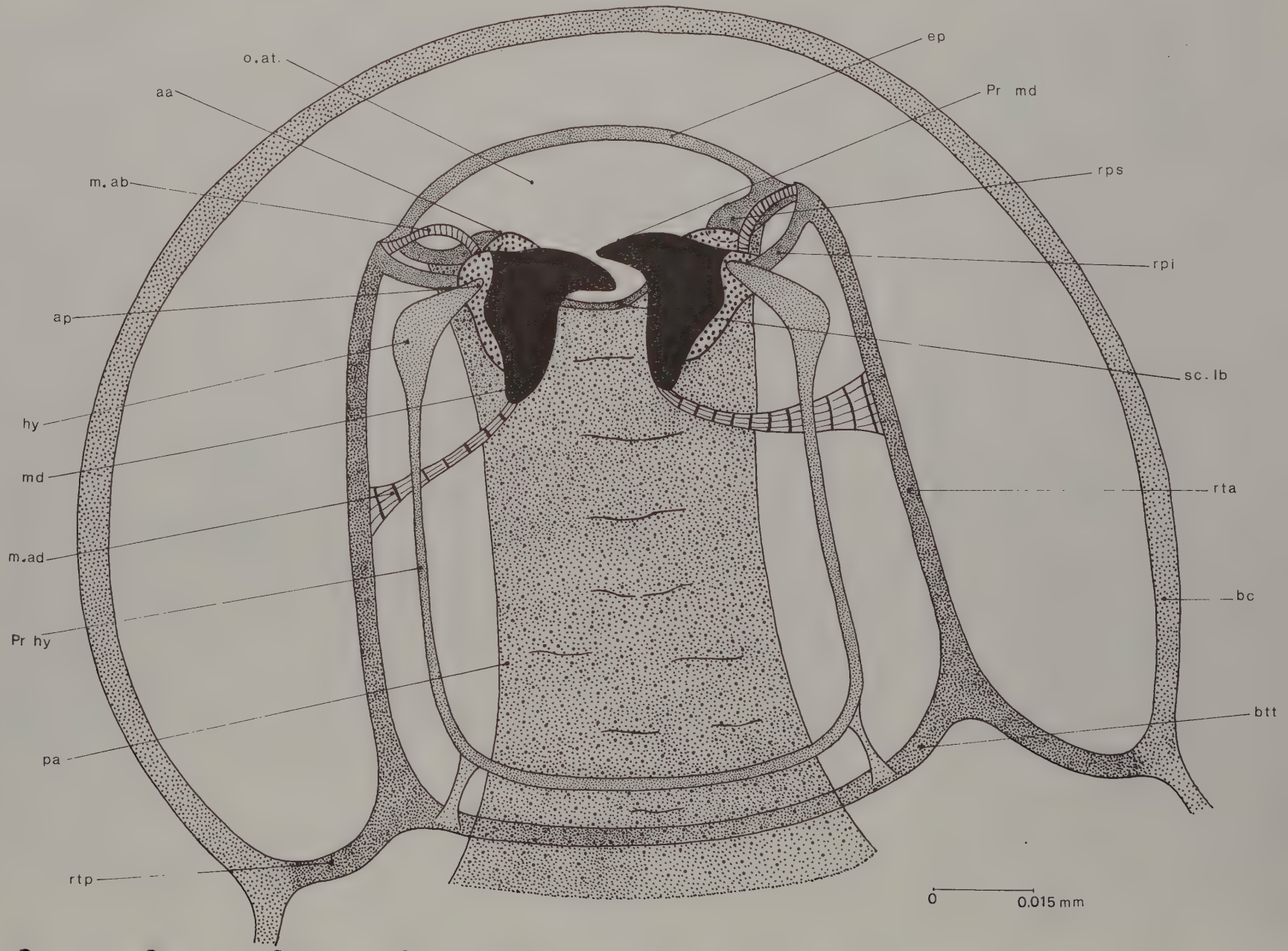
btt = barre tentoriale transverse.

m.ab = muscle abducteur mandibulaire.

m.ad = muscle adducteur mandibulaire.

p.a = pompe alimentaire.

PLANCHE III


o.at.
aa
m.ab
ap
hy
md
m.ad
Pr hy
pa
rtp
ep
Pr md
rps
rpi
sc.lb
rta
bc
btt
0
0.015 mm

Les observations de MAPLE (1937), confirmées en partie par notre propre étude, tendent cependant à prouver que la lumière du pédoncule ne joue aucun rôle dans la respiration de la larve mais que tous les échanges respiratoires se font au niveau de la plaque aéroscopique. Ces observations sont les suivantes :

1) Présence d'air à l'intérieur de la plaque aéroscopique :

Dans du liquide de Berlèse, cette présence d'air se traduit par un aspect argenté en lumière réfléchie, grisâtre ou noirâtre en lumière transmise. Cet aspect est strictement localisé à la plaque aéroscopique et nous avons pu observer qu'il disparaissait au fur et à mesure que l'air était chassé et remplacé par du liquide.

2) Localisation des stigmates :

Les stigmates sont situés sur la plaque dorsale de l'oeuf proprement dit et non au point d'attache du pédoncule. Les larves d'Anagyrus putonophilus COMP. et d'Aenasius maplei COMP. ont même leurs stigmates localisés sur la partie antérieure de la plaque aéroscopique, celle qui est opposée au pédoncule. Chez la larve d'Erythaphycus argyrocomus COMP., les stigmates, au nombre de quatre, sont disposés parallèlement à l'axe longitudinal de l'oeuf. Il semble donc impossible dans ces conditions que l'air puisse être prélevé directement au niveau de la lumière du pédoncule.

3) Obturation de la lumière du pédoncule chez certaines espèces :

Nous avons déjà signalé le cas de O. fecundus, dont le pédoncule présente au voisinage de son extrémité, un bouchon opaque et noir (Pl 1, Fig 1B). Ce bouchon est assez résistant puisqu'une pression exercée sur la lamelle couvre-objet ne le détruit pas. L'existence d'un tel bouchon a été également notée par THORPE (1936) sur Encyrtus infelix EMBL.. Il paraît donc peu probable que l'air atmosphérique

puisse passer au travers de tels pédoncules.

4) Corrélation apparente entre l'existence d'une plaque aéroscopique et la nature du système trachéen :

Il apparaît que les larves d'Encyrtides de type métapneustique éclosent uniquement à partir d'oeufs présentant une plaque aéroscopique. Les oeufs qui n'en présentent pas sont déposés librement à l'intérieur de l'hôte et la larve est totalement dépourvue de stigmates. Il existe cependant une exception, SILVESTRI (1919) cite en effet le cas d'Aphycus punctipes SILV. dont les larves sont du type apneustique bien que l'on puisse noter l'existence d'une plaque aéroscopique sur l'oeuf.

Dans ce cas, deux interprétations sont possibles :

a) Les stigmates sont si petits que leur présence a échappé à SILVESTRI.

b) L'espèce en question est une forme intermédiaire chez laquelle les stigmates ont disparu.

5) Diffusion d'un colorant à l'intérieur de la plaque aéroscopique :

Pour mettre en évidence le rôle respiratoire de la plaque aéroscopique, MAPLE (1947) dépose à l'extrémité du pédoncule une gouttelette d'un mélange à volume égal de xylène et de kérosène coloré au Soudan II et constate que la coloration se propage au niveau de la plaque aéroscopique jusqu'à son extrémité antérieure.

Si le système trachéen de l'embryon est suffisamment développé ou bien si la larve nouveau-née vient juste d'éclore, le colorant envahit les troncs trachéens.

Dans aucun cas, la présence de colorant dans la lumière du pédoncule n'a été décelée.

Toutes ces observations tendent donc à prouver que les échanges respiratoires de l'embryon et de la jeune larve s'effectuent par l'intermédiaire de la plaque aéroscopique ; une étude morphologique appronfondie reste cependant nécessaire si l'on veut connaître le mécanisme qui permet à l'air de circuler au sein de cette structure.

III - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE DEVELOPPEMENT :

De nombreuses formules ont été proposées pour exprimer les relations entre la rapidité de développement des êtres vivants et la température : courbe logistique de PEARL & REED (1920), courbe exponentielle en chaînette de Janisch (1925), formule de BELEHRADEK (1926). Plus récemment, STINNER & al (1974) utilisent la formule suivante :

$$R_T = C / (1 + e^{k_1 + k_2 T'})$$

dans laquelle :

R_T = vitesse de développement à la température T.
C = (vitesse de développement maximale) x $(e^{k_1 + k_2 T_M})$
T_M = température correspondant à la vitesse de développement maximale.
e = Base des logarithmes népériens.
k_1, k_2 = constantes.
T' = T, pour $T \leq T_M$
T' = $2 T_M - T$, pour $T > T_M$

Etudiant l'action de températures constantes et alternées sur le potentiel de multiplication du puceron du pois, Acyrthosiphon pisum HARRIS, SIDDIQUI & al (1973) appliquent une équation de la forme :

$$1/y = Y_o \; e^{- a (t_o - t)^2}$$

où y = durée de développement à la température t
Y_o = vitesse de développement maximale
e = base des logarithmes népériens
a = constante

t_o = température correspondant à Y_o

Pour des températures alternées, t est la moyenne des deux températures, ce qui est une approximation regrettable.

Une autre équation, souvent utilisée par les entomologistes pour traduire le rapport entre le développement d'un insecte et la température, est celle de la constante thermique (SANDERSON, 1910) :

$$(t - k) x = c$$

dans laquelle :

t = température durant l'expérience
x = durée de développement à la température t
k = seuil thermique de développement
c = constante thermique

La courbe représentative de cette équation est une hyperbole équilatère dont l'inverse est une ligne droite qu'il est facile de construire en déterminant la durée du développement du stade étudié à deux températures données. L'intersection de cette droite avec l'axe des températures donne la valeur théorique du seuil de développement k.

Grâce à des dissections effectuées d'heure en heure à 30° et toutes les deux heures à 20°, nous avons pu préciser les durées des différents stades de développement pour les trois espèces d'Ooencyrtus étudiées. Les résultats sont consignés dans le tableau 12.

- Tableau 12 -

Durées en heures des différents stades de développement de O. fecundus (1), O. nigerrimus (2), et O. telenomicida (3) aux températures constantes de 20 et 30°

L = Larve, PN = prénymphe, N = nymphe

Espèces	T°	Stades						
		oeuf	L_1	L_2	L_3	L_4	PN	N
1	20°	100	20	46	74	136	110	376
	30°	27	13	12	10	32	25	109
2	20°	108	16	46	64	136	128	356
	30°	34	11	9	10	46	12	103
3	20°	102	14	52	70	134	102	362
	30°	29	9	10	14	32	25	109

Les graphiques de la fig. 2 traduisent les données ainsi obtenues après transformation en vitesses de développement $(\frac{1}{x} \times 100)$.

Ces graphiques permettent de déterminer, pour chaque stade d'évolution, le seuil de développement théorique correspondant (tableau 13).

VITESSE DU DEVELOPPEMENT EN FONCTION DE LA T°
ET DU STADE D'EVOLUTION

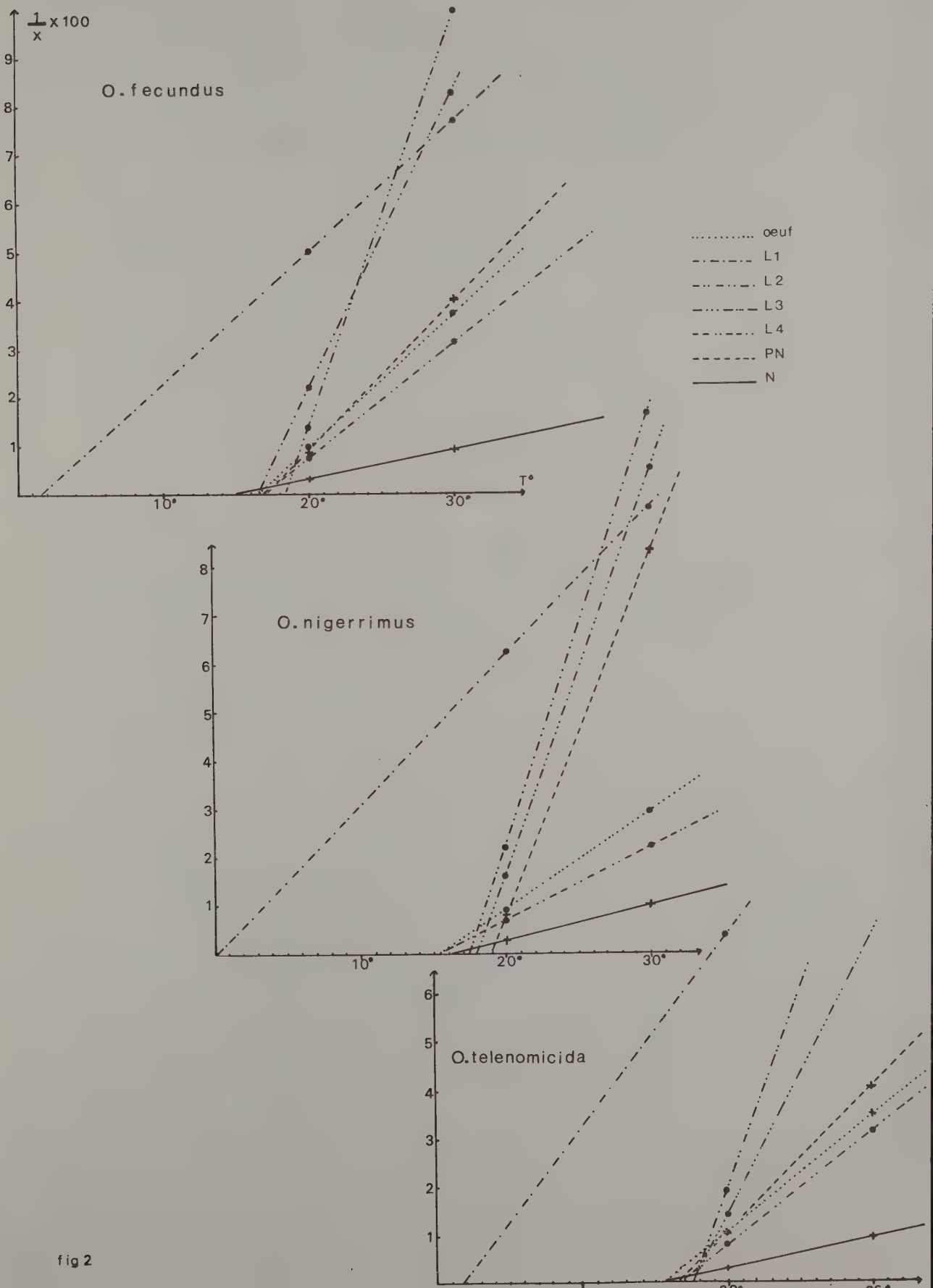


fig 2

- Tableau 13 -

Seuils thermiques de développement des différents stades d'évolution de O. fecundus (1), O. nigerrimus (2) et O. telenomicida (3).
L = larve, PN = prénymphe, N = nymphe

Espèces	Stades						
	Oeuf	L_1	L_2	L_3	L_4	PN	N
1	16,5	1,5	16,5	18,5	16,5	17	15
2	15,5	0	17,5	18	15,5	19	16
3	15,5	2	17,5	17,5	16,5	16,5	15,5

On voit que les constantes obtenues respectivement pour chaque stade diffèrent relativement peu sauf pour le premier stade larvaire qui se détache nettement et ce pour les trois espèces d'Ooencyrtus.

IV - CROISSANCE LARVAIRE.

Pour préciser l'évolution de la taille au cours de la croissance larvaire des Ooencyrtus, nous avons procédé, toutes les deux heures, à la dissection d'une trentaine d'oeufs d'Aelia prélevés dans un lot de pontes parasitées et placées à 30° et 60 % d'humidité relative. Les larves extraites ont été placées dans une lame à concavité de manière à éviter les déformations résultant de l'adhérence à la lamelle couvre-objet. Nous avons mesuré, alors, la longueur totale du corps de la larve ainsi que sa largeur maximale à l'aide d'un oculaire de mesure Huygens 10 x muni d'un réticule avec divisions 10 mm : 100.

A) Longueur totale du corps :

Les variations de la longueur totale des trois espèces d'Ooencyrtus sont données dans le tableau 14 et figurées respectivement par les graphiques 3, 4 et 5.

- Tableau 14 -

Accroissement de la longueur totale de O. fecundus (1), O. nigerrimus (2) et O. telenomicida (3) au cours du développement larvaire.

Espèces \ Temps	30h	32h	34h	36h	38h	40h	42h	44h	46h
1	1,56	2,18	2,62	2,85	3,44	3,80	4,65	5,18	5,37
2			2,12	2,16	2,96	3,40	3,75	4,16	4,77
3		1,92	2,31	2,93	3,30	3,79	4,19	4,78	5,34

Espèces \ Temps	48h	50h	52h	54h	56h	58h	60h	62h	64h
1	5,61	6,17	6,70	7,01	7,75	8,13	8,42	9,15	9,70
2	5,47	5,94	6,08	6,58	6,98	7,54	8,43	8,72	9,55
3	5,61	5,98	6,41	7,14	7,41	7,92	8,62	8,80	9,04

Les graphiques obtenus montrent qu'il existe, pour les trois espèces d'Ooencyrtus, une relation linéaire entre la longueur totale du corps de la larve et le temps exprimé en heures.

Les équations de régression respectives sont :

$$y = 0,46\ x + 1,60$$

$$y = 0,49\ x + 1,80$$

$$y = 0,45\ x + 1,95.$$

CROISSANCE DE LA LARVE D'OOENCYRTUS EN FONCTION DU TEMPS (en heures)

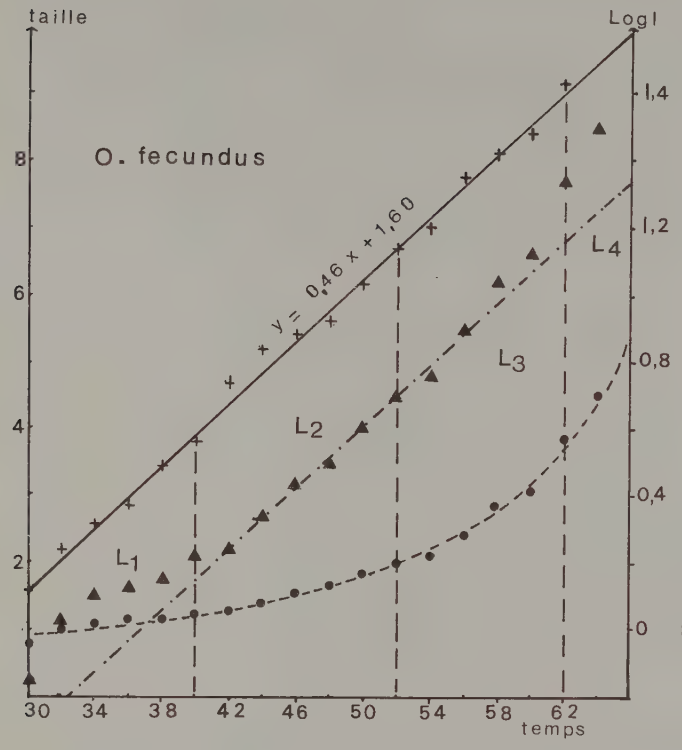


fig 3

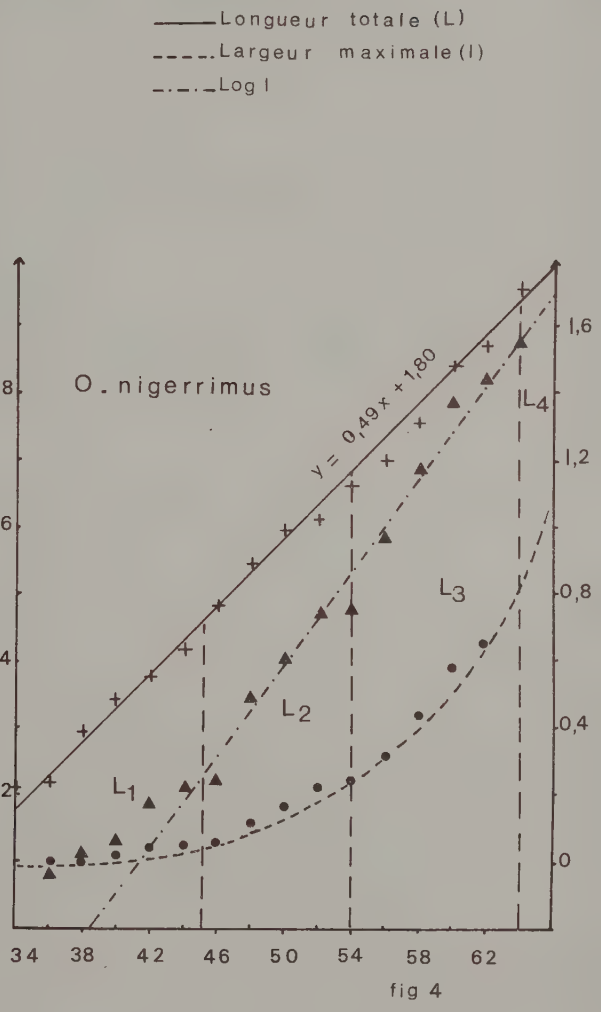


fig 4

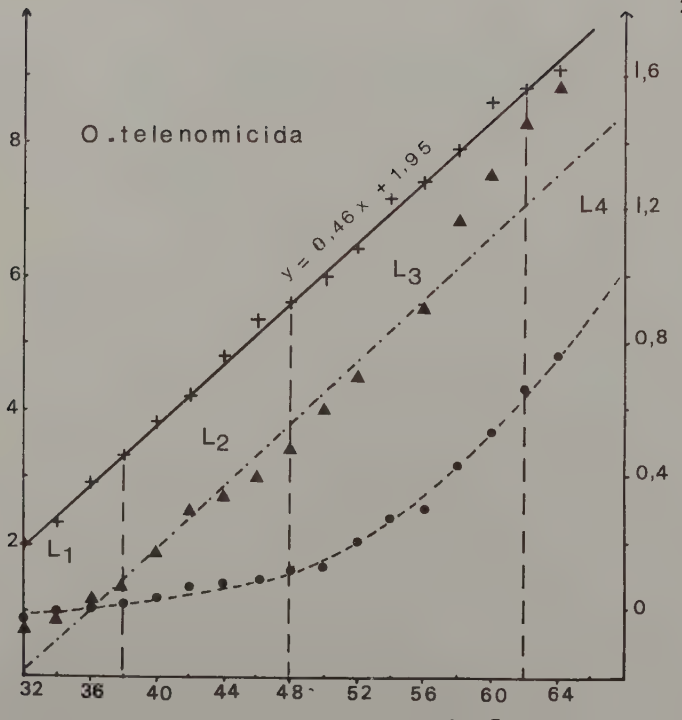


fig 5

Ces relations, valables entre 30 et 64 h, ne traduisent cependant que très schématiquement la croissance en longueur des larves et ne permettent pas, en particulier, de tenir compte de la variabilité individuelle, à moins de leur adjoindre le domaine de tolérance pour mesures individuelles.

B) Largeur maximale du corps :

Les résultats des observations faites sur la largeur maximale du corps de la larve sont exprimés dans le tableau 15.

- Tableau 15 -

Variations de la largeur maximale au cours de la croissance larvaire de O. fecundus (1), O. nigerrimus (2) et O. telenomicida (3).

Temps / Espèces	30h	32h	34h	36h	38h	40h	42h	44h	46h
1	0,85	1,01	1,12	1,13	1,15	1,25	1,27	1,40	1,53
2			0,95	0,97	1,03	1,06	1,20	1,25	1,27
3		0,96	0,98	1,02	1,07	1,19	1,36	1,42	1,47

Temps / Espèces	48h	50h	52h	54h	56h	58h	60h	62h	64h
1	1,63	1,83	1,99	2,11	2,45	2,84	3,05	3,84	4,49
2	1,61	1,80	2,11	2,14	2,62	3,21	3,88	4,25	4,75
3	1,62	1,65	2,03	2,35	2,47	3,18	3,66	4,33	4,81

Les graphiques obtenus (figures 3, 4 et 5) semblent indiquer qu'il existe, pour les trois espèces d'Ooencyrtus, une relation exponentielle entre la largeur maximale du corps de la larve et le temps exprimé en heures. Ce résultat est à rapprocher de ce qui a été mentionné par certains auteurs tels que BERTALANFY (1942) et GERE (1956) sur les changements de poids chez les insectes qui, selon eux, peuvent s'exprimer à l'aide d'une équation exponentielle de la forme :

$$g = g_o e^{kt}$$

dans laquelle :

g = poids de l'insecte le jour t
g_o = poids juste après l'éclosion
t = âge en jours
k = constante

Si nous prenons le logarithme des deux membres de cette équation, nous obtenons :

$$\log g = \log go + kt \log e$$

Cette dernière relation indique qu'il existe une relation linéaire entre le logarithme du poids et le temps.

Pour vérifier l'hypothèse d'une croissance exponentielle de la largeur des larves, nous avons donc représenté, sur les figures 3, 4 et 5, le logarithme de la largeur maximale en fonction du temps. Les points obtenus montrent que l'équation exponentielle précédente ne s'applique que pour les deuxième et troisième stade larvaire.

Le premier stade larvaire est caractérisé par une croissance en largeur pratiquement nulle, les valeurs enregistrées étant sensiblement alignées selon une droite horizontale.

Pour le quatrième stade larvaire il est difficile de se prononcer d'une façon catégorique en raison de l'absence de données pour une grande partie de ce stade, l'étude de la croissance larvaire ayant été faite essentiellement à l'occasion de

la détermination des différents stades larvaires des Ooencyrtus.

Une croissance de forme exponentielle a été également observée apr JOURDHEUIL (1960) pour les larves de Thersilochus melanogaster THOMS. (Hym. Ichneumonidae) et Microctonus melanopus RUTHE (Hym. Braconidae).

V - MORTALITE EMBRYONNAIRE ET POST-EMBRYONNAIRE A DES TEMPERATURES COMBINEES AVEC DIFFERENTES HUMIDITES :

Différents lots de pontes d'A. cognata ont été exposés au parasitisme pendant 24 heures puis triés de manière à ne retenir que les oeufs présentant un seul pédoncule. Les oeufs ainsi triés ont été placés dans des boîtes de ZWOLFER (1932) contenant une solution d'acide sulfurique à différentes concentrations permettant de réaliser ainsi des humidités relatives de 20, 40, 60, 80 et 90 %. Ces humidités ont été combinées aux cinq températures constantes de 20°, 25°, 30°, 35°, 40°.

A) Influence de l'humidité relative sur la proportion de mortalité dans l'oeuf-hôte :

1) Cas de O. fecundus :

Les résultats sont groupés dans le tableau 16 et figurés dans le graphique 6 A.

- Tableau 16 -

Proportion (P) de mortalité de O. fecundus
à des températures combinées avec différentes humidités (HR).

HR. \ H°	20°	25°	30°	35°	40°
20 %	21/50=0,42	9/37=0,24	21/101=0,27	14/34=0,41	42/42=1,00
40 %	15/61=0,25	8/35=0,23	31/115=0,27	13/35=0,37	58/58=1,00
60 %	9/46=0,20	6/36=0,17	21/116=0,18	7/31=0,22	48/48=1,00
80 %	8/51=0,16	5/33=0,15	18/117=0,15	6/35=0,17	52/52=1,00
90 %	11/68=0,16	4/39=0,10	16/114=0,14	5/36=0,13	55/55=1,00
χ^2_g	13,829 S	3,398 NS	7,820 NS	10,597 S	-
χ^2_1	11,345 S	3,201 NS	4,737 S	10,233 S	-
χ^2_r	2,484 NS	0,197 NS	3,087 NS	0,364 NS	-

- Tableau 16 bis -

HR	20 %	40 %	60 %	80 %	90 %
P	65/222=0,29	67/246=0,27	43/229=0,19	37/236=0,16	36/257=0,14

χ^2_g = 27,358 à 4 d.d.l S

χ^2_1 = 26,230 à 1 d.d.l S

χ^2_r = 1,128 à 3 d.d.l NS

INFLUENCE DE LA TEMPERATURE ET DE L'HUMIDITE RELATIVE SUR LA MORTALITE DES OOENCYRTUS DANS L'OEUF-HOTE

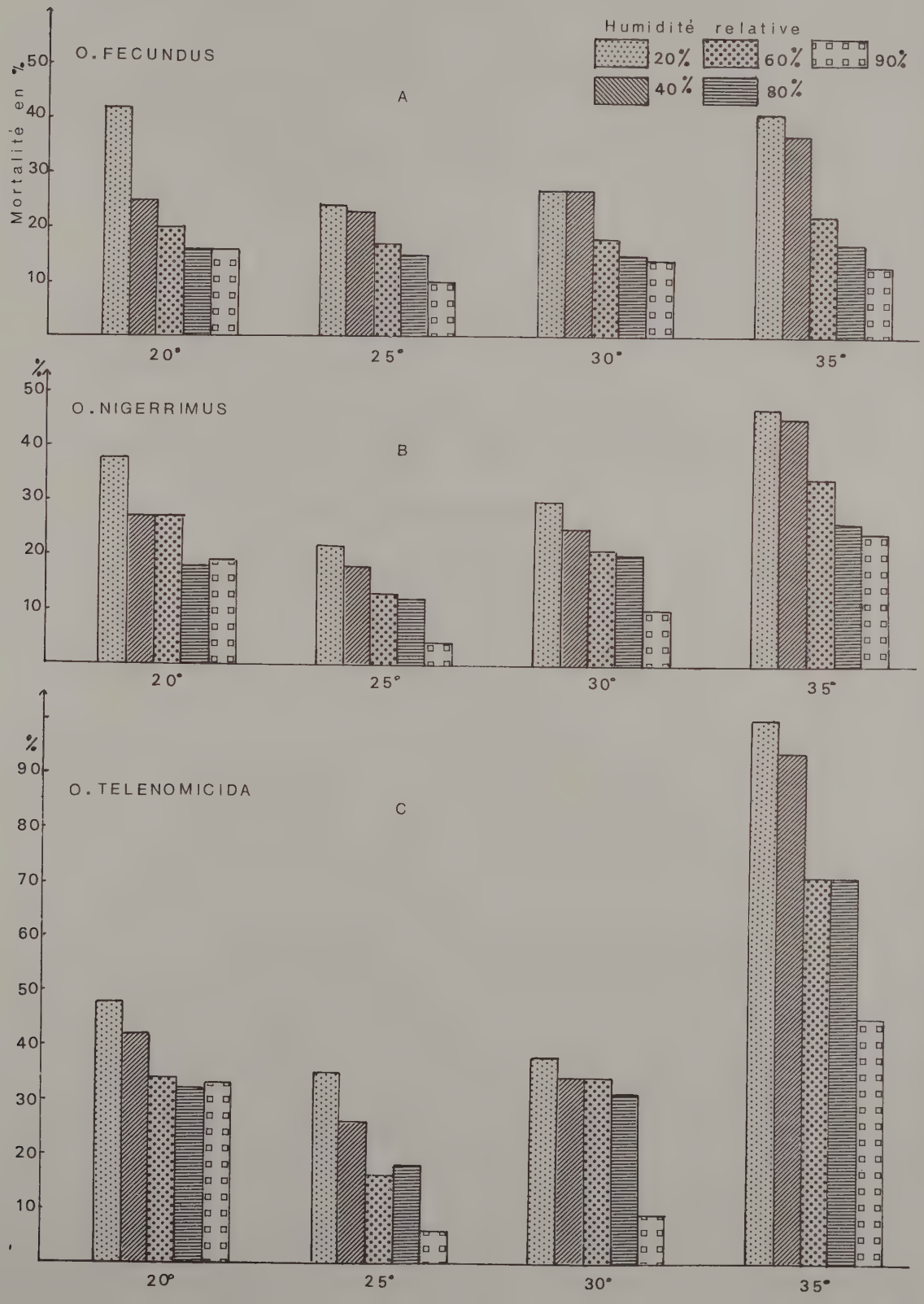


fig 6

Pour chaque température, on note une diminution de la proportion de mortalité au fur et à mesure que l'humidité relative augmente ; le test χ^2 global ne révèle cependant pas toujours de différence significative au seuil 5 %.

La valeur χ^2_1 qui teste l'absence de pente générale du nuage de points permet de voir que la décroissance est significative au seuil 5 % pour 20°, 30° et 35°. Pour 25°, la valeur observée pour le χ^2 n'est pas suffisamment élevée pour être significative.

Le test sur la marge (tableau 16 bis) indique un χ^2 global et une décroissance significative ; on peut donc admettre dans l'ensemble que la mortalité diminue lorsque l'hygromètrie augmente.

Les χ^2 résiduels montrent, par ailleurs, que la liaison linéaire peut être admise dans le domaine exploré.

2) Cas de O. nigerrimus :

Les proportions de mortalité observées sont données dans le tableau 17 et ont servi à l'établissement de la figure 6 B.

- Tableau 17 -

Proportions (P) de mortalité de O. nigerrimus à des températures combinées avec différentes humidités (HR).

T° / HR.	20°	25°	30°	35°	40°
20 %	23/60=0,30	10/45=0,22	12/39=0,30	22/46=0,47	44/44=1,00
40 %	25/91=0,27	8/43=0,18	10/40=0,25	40/88=0,45	69/69=1,00
60 %	19/70=0,27	5/38=0,13	9/46=0,21	32/92=0,34	69/68=1,00
80 %	15/79=0,18	6/49=0,12	9/45=0,20	22/82=0,26	59/59=1,00
90 %	16/83=0,19	2/44=0,04	4/37=0,10	15/62=0,24	51/51=1,00
χ^2_g	8,921 NS	6,633 NS	4,976 NS	13,049 S	-
χ^2_1	7,966 S	6,028 S	4,322 S	12,615 S	-
χ^2_r	0,955 NS	0,605 NS	0,654 NS	0,434 NS	-

- Tableau 17 bis -

HR	20 %	40 %	60 %	80 %	90 %
P	67/190=0,35	83/262=0,32	65/246=0,26	52/255=0,20	37/226=0,16

χ^2_g = 28,069 à 4 d.d.l S

χ^2_1 = 27,638 à 1 d.d.l S

χ^2_r = 0,431 à 3 d.d.l NS

Une mortalité plus grande s'observe aux faibles degrés hygrométriques, mais le test statistique global ne révèle aucune différence significative au seuil 5 %, sauf à 35°. Le test χ^2_1 met cependant en évidence, pour chaque température, une décroissance de la mortalité lorsque le degré hygrométrique augmente et le test χ^2_r ne decèle aucun écart à la linéarité.

3) Cas de O. telenomicida :

Les résultats des observations sont exprimés dans le tableau 18 et traduits par la figure 6 C.

- Tableau 18 -

Proportions (P) de mortalité de O. telenomicida à des températures combinées avec différentes humidités (HR.)

T° / HR.	20°	25°	30°	35°	40°
20 %	16/33=0,48	9/26=0,35	13/34=0,38	32/32=1,00	55/55=1,00
40 %	15/36=0,42	7/27=0,26	12/35=0,34	29/31=0,94	67/67=1,00
60 %	13/38=0,34	5/31=0,16	11/32=0,34	25/35=0,71	49/49=1,00
80 %	11/34=0,32	5/28=0,18	10/32=0,31	22/31=0,71	83/83=1,00
90 %	13/40=0,33	2/32=0,06	3/33=0,09	14/31=0,45	74/74=1,00
χ^2_g	2,950 NS	8,634 NS	8,652 NS	32,561 S	-
χ^2_1	2,662 NS	7,450 S	5,153 S	28,777 S	-
χ^2_r	0,288 NS	0,914 NS	3,499 NS	3,784 NS	-

- Tableau 18 bis -

HR	20 %	40 %	60 %	80 %	90 %
P	70/125=0,56	63/129=0,49	54/136=0,40	48/125=0,38	32/136=0,24

χ^2_g = 32,502 à 4 d.d.l S

χ^2_l = 29,279 à 1 d.d.l S

χ^2_r = 3,223 à 3 d.d.l NS

Bien que le test statistique global ne révèle pas de différence significative sauf à 35°, on enregistre une diminution de la mortalité quand on passe de 20 % à 90 % d'humidité relative, et ce particulièrement, pour les températures de 25°, 30° et 35°, où les pourcentages de mortalité passent respectivement de 35 % à 6 %, de 38 % à 9 % et de 100 % à 45 %. La diminution est mise en évidence par le test χ^2_l. Le test χ^2_r ne décèle aucun écart à la linéarité.

B) Influence de la température sur la proportion de mortalité dans l'oeuf-hôte :

1) Cas de O. fecundus :

Les proportions de mortalité totalisées pour chaque température sont consignées dans le tableau 19.

- Tableau 19 -

Proportions (P) de mortalité de O. fecundus à différentes températures.

T° / HR.	20°	25°	30°	35°	χ^2_g à 3 d.d.l	
20 %	0,42	0,24	0,27	0,41	10,184	S
40 %	0,25	0,23	0,27	0,37	2,292	NS
60 %	0,20	0,17	0,18	0,22	0,452	NS
80 %	0,16	0,15	0,15	0,17	0,071	NS
90 %	0,16	0,10	0,14	0,13	0,722	NS

- Tableau 19 bis -

T°	20°	25°	30°	35°	40°
P	64/276=0,23	32/180=0,18	122/563=0,22	45/171=0,26	255/255=1,00

χ^2_g = 3,969 à 3 d.d.l NS

Le test χ^2_g ne révèle aucune différence significative entre les proportions moyennes de mortalité enregistrées respectivement pour les températures de 20°, 25°, 30° et 35°. A 40°, on note une mortalité embryonnaire de 100 %, quelle que soit l'humidité relative associée.

2) Cas de O. nigerrimus :

Les résultats sont groupés dans le tableau 20.

- Tableau 20 -

Proportions (P) de mortalité de O. nigerrimus à différentes températures.

T° / HR.	20°	25°	30°	35°	χ^2_g à 3 d.d.l.	
20 %	0,30	0,22	0,30	0,47	7,125	NS
40 %	0,27	0,18	0,25	0,45	12,680	S
60 %	0,27	0,13	0,21	0,34	7,878	S
80 %	0,18	0,12	0,20	0,26	4,197	NS
90 %	0,19	0,04	0,10	0,24	8,613	S

- Tableau 20 bis -

T°	20°	25°	30°	35°	40°
P	98/383=0,26	31/219=0,14	44/207=0,21	131/370=0,35	292/292=1,00
χ^2_g = 35,600 à 3 d.d.l			S		

L'analyse statistique ne montre aucune différence significative entre 20° et 30°, les proportions de mortalité enregistrées à ces deux températures étant cependant différentes de celles observées à 25° et 35°.

A la lumière de ces résultats, il est possible d'établir l'échelle de mortalité croissante suivante :

$$M\ (25°) < M\ (20°\text{-}30°) < M\ (35°) < M\ (40°).$$

La température de 25° semble donc être la plus favorable au développement de O. nigerrimus. A 40°, une mortalité embryonnaire de 100 % a pu être décelée à la suite de dissections effectuées parmi les lots de pontes placées à cette température.

3) Cas de O. telenomicida :

Les observations ont été exprimées dans le tableau 21.

- Tableau 21 -

Proportions (P) de mortalité de O. telenomicida à différentes températures.

T° / HR.	20°	25°	30°	35°	χ^2_g à 3 d.d.l	
20 %	0,48	0,35	0,38	1,00	35,079	S
40 %	0,42	0,26	0,34	0,94	34,181	S
60 %	0,34	0,16	0,34	0,71	22,769	S
80 %	0,32	0,18	0,31	0,71	20,113	S
90 %	0,33	0,06	0,09	0,45	18,984	S

- Tableau 21 bis -

T°	20°	25°	30°	35°	40°
P	68/181=0,38	28/144=0,19	49/166=0,29	122/160=0,76	328/328=1,00
χ^2_g = 119,762 à 3 d.d.l S					

Comme dans le cas de 1'espèce précédente, l'analyse statistique permet de dresser l'échelle de mortalité croissante suivante :

$$M\ (25°) < M\ (20°\text{-}30°) < M\ (35°) < M\ (40°).$$

La température de 25° semble également être la plus favorable au développement de O. telenomicida. Cette espèce supporte cependant moins bien une température de 35° puisqu'on enregistre des pourcentages de mortalité variant de 45 % à 100 %.

Une mortalité embryonnaire de 100 % s'observe à 40°.

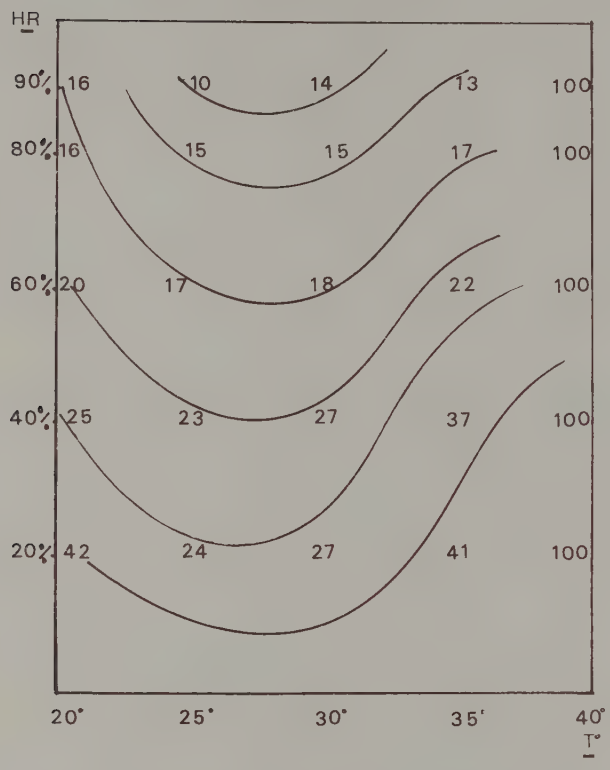
De 1'ensemble de cette étude sur 1'influence de la température et de 1'humidité relative sur le pourcentage de mortalité dans 1'oeuf-hôte, il ressort que 1'espèce O. fecundus est celle qui présente la plus grande plasticité à 1'égard des conditions thermiques puisqu'elle manifeste le même degré de sensibilité pour une gamme de températures comprises entre 20° et 35°. La figure 7 A indique cependant un optimum thermique situé entre 27,5° et 30°.

L'optimum de développement pour O. nigerrimus et O. telenomicida (Fig 7 B et 7 C) semble se situer aux alentours de 25° C.

Pour des températures comprises entre 20° et 35°, la mortalité préimaginale des trois Ooencyrtus tend à diminuer lorsque le degré hygromètrique augmente.

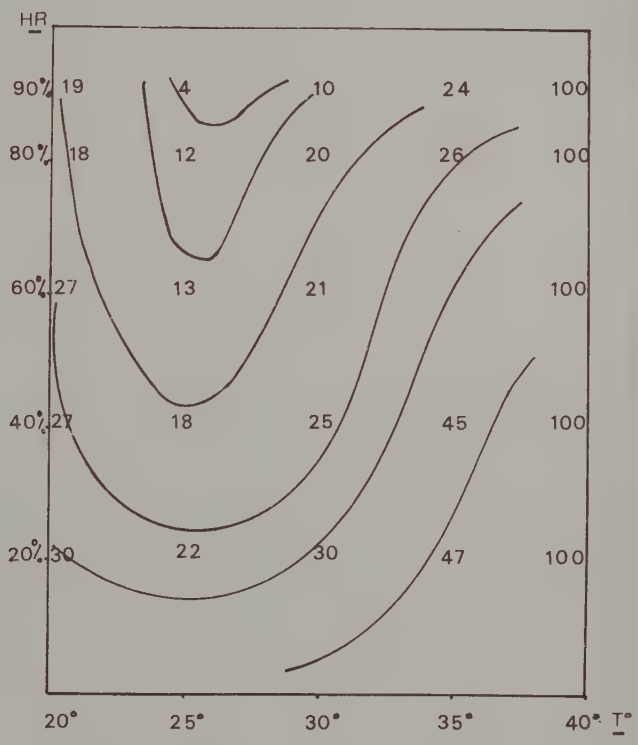
Par des dissections, nous avons pu préciser que les stades les plus sensibles à la température et à l'humidité sont la larve du quatrième stade, la pronymphe et la nymphe. Cette constatation n'est pas surprenante si 1'on sait que la mortalité post-embryonnaire a tendance à s'élever au fur et à mesure que 1'on se rapproche du stade de métamorphose, mais il est également possible d'invoquer une plus grande sensibilité des parasites aux facteurs externes (température et humidité) lorsque le vitellus de 1'oeuf-hôte a disparu.

INFLUENCE DE LA TEMPERATURE ET DE L'HUMIDITE RELATIVE SUR LA MORTALITE DES OOENCYRTUS DANS L'OEUF - HOTE



O. FECUNDUS

O. NIGERRIMUS



O. TELENOMICIDA

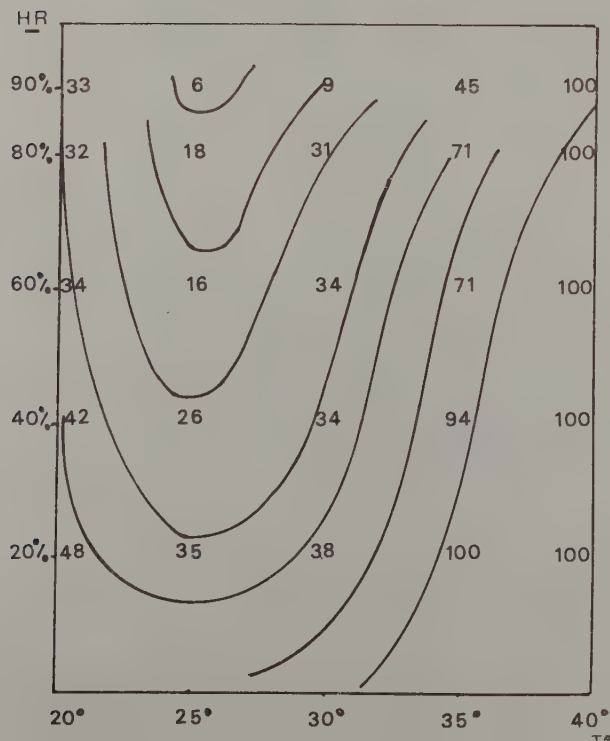


fig 7

C H A P I T R E I V

CYCLE BIOLOGIQUE ANNUEL

I - HIVERNATION :

La littérature offre peu de précisions sur le mode d'hivernation des Ooencyrtus. VOEGELE (1970) signale avoir trouvé des adultes de O. fecundus en hivernation sous des écorces d'Eucalyptus. TEMPLADO (1957) cite également le cas de O. kuwanae qui est susceptible d'hiverner à l'état imaginal. Cette observation a été confirmée par HITCHCOK (1959) qui a pu capturer, au milieu de l'hiver, des femelles engourdies sous des litières.

Pour préciser le mode d'hivernation des Ooencyrtus parasites oophages des Punaises des Céréales au Maroc nous avons, d'une part, entrepris la prospection minutieuse de tous les biotopes situés au voisinage de champs de blé et susceptibles d'héberger les parasites et, d'autre part, procédé à des essais d'hivernation artificielle.

A) Hivernation au stade préimaginal :

Pour étudier la possibilité d'hivernation dans l'oeuf-hôte, nous avons placé dans la nature et sous abri, régulièrement chaque semaine et durant tout le cours de l'hiver, trois lots de vingt pontes d'A. cognata parasitées pendant vingt quatre heures, respectivement par O. fecundus, O. nigerrimus et O. telenomicida.

Chaque lot a fait l'objet d'un prélèvement hebdomadaire d'une ponte que nous avons divisée en deux parties égales : l'une a été mise en élevage au laboratoire à une température moyenne de 30° pour voir si le parasite était toujours vivant, l'autre a été montée entre lame et lamelle, après coloration au bleu de toluidine, pour déterminer le stade de développement du parasite.

Cette dernière technique consiste à fixer les oeufs pendant 24 h dans du Boin de Duboscq-Brasil puis à les déchorioner dans de l'alcool à 80° B et à les passer dans les bains suivants : alcool à 80° (24 h), alcool à 70° B (4 h), alcool à 50° B (4 h), eau distillée (une nuit), solution de bleu de toluidine phéniqué (30 mn). On procède ensuite à l'éclaircissement des oeufs par lavage à l'alcool à 70° B. Cet éclaircissement peut être activé par apport d'un excès d'acide acétique. Avant montage au baume du Canada, on réalise une déshydratation à l'aide des bains suivants : alcool à 80° B (30 mn), alcool 1 à 100° B (30 mn), alcool 2 à 100° B (30 mn), toluène 1 (15 mn), toluène 2 (15 mn).

Nous avons pu suivre ainsi l'évolution de chaque lot parasité depuis son installation dans la nature jusqu'au début du printemps. La figure 8 indique, pour chacun des 16 lots que nous avons suivis, les différentes étapes du développement de O. fecundus en fonction du temps. Des résultats sensiblement identiques ont été obtenus pour les deux autres espèces (O. nigerrimus et O. telenomicida).

On constate qu'à trois mois d'intervalle (du 6 décem-

bre 1971 au 27 février 1972), les 13 premiers lots ont donné naissance à des parasites au cours de la même semaine, soit du 23 au 30 avril 1972. L'émergence des 3 derniers lots s'est effectuée respectivement les 11, 14 et 15 mai 1972. On remarque, par ailleurs, qu'à une semaine près, la nymphose des 13 premiers lots s'est opérée en même temps (entre le 26 mars 1972 et le 2 avril 1972). En se référant à la courbe des températures, on s'aperçoit que le début de cette nymphose correspond à une augmentation progressive de la température qui fait suite à une période relativement froide allant du 17 février 1972 au 19 mars 1972 et caractérisée par des températures moyennes dépassant rarement les 10°. Il semblerait donc qu'un blocage se soit produit au stade prénymphal, blocage dont la conséquence la plus nette est une homogénéisation au niveau des différents lots. Ce résultat est à rapprocher de ce qui a été obtenu par LE BERRE (1959) sur Oscinella frit L. (Dip. Chloropidae) dont les larves hivernantes ne peuvent achever leur développement et se nymphoser avant le printemps car une température de 13° est momentanément nécessaire pour que la mue ait lieu. Citons également le cas de Psylliodes chrysocephala L.(Col. Chrysomelidae) dont les larves continuent à s'accroître à des températures voisines de 0° C mais ne peuvent se nymphoser qu'à une température voisine ou supérieure à 10°, (BONNEMAISON & JOURDHEUIL, 1954).

L'étude de la courbe des températures nous conduit, d'autre part, à constater que, dans la nature, le développement des Ooencyrtus est susceptible de se réaliser à des températures moyennes inférieures aux seuils de développement trouvés expérimentalement pour les différents stades (voir chapitre 3), ce qui laisserait supposer que les valeurs théoriques ainsi déterminées ne correspondent pas aux valeurs réelles ou que la température moyenne ne rend pas compte exactement du processus de développement des Ooencyrtus, les températures extrêmes (minima et maxima) ayant plus d'intérêt en l'occurrence.

Une autre observation ressort de la figure 8. Nous

DEVELOPPEMENT HIVERNAL DES OOENCYRTUS

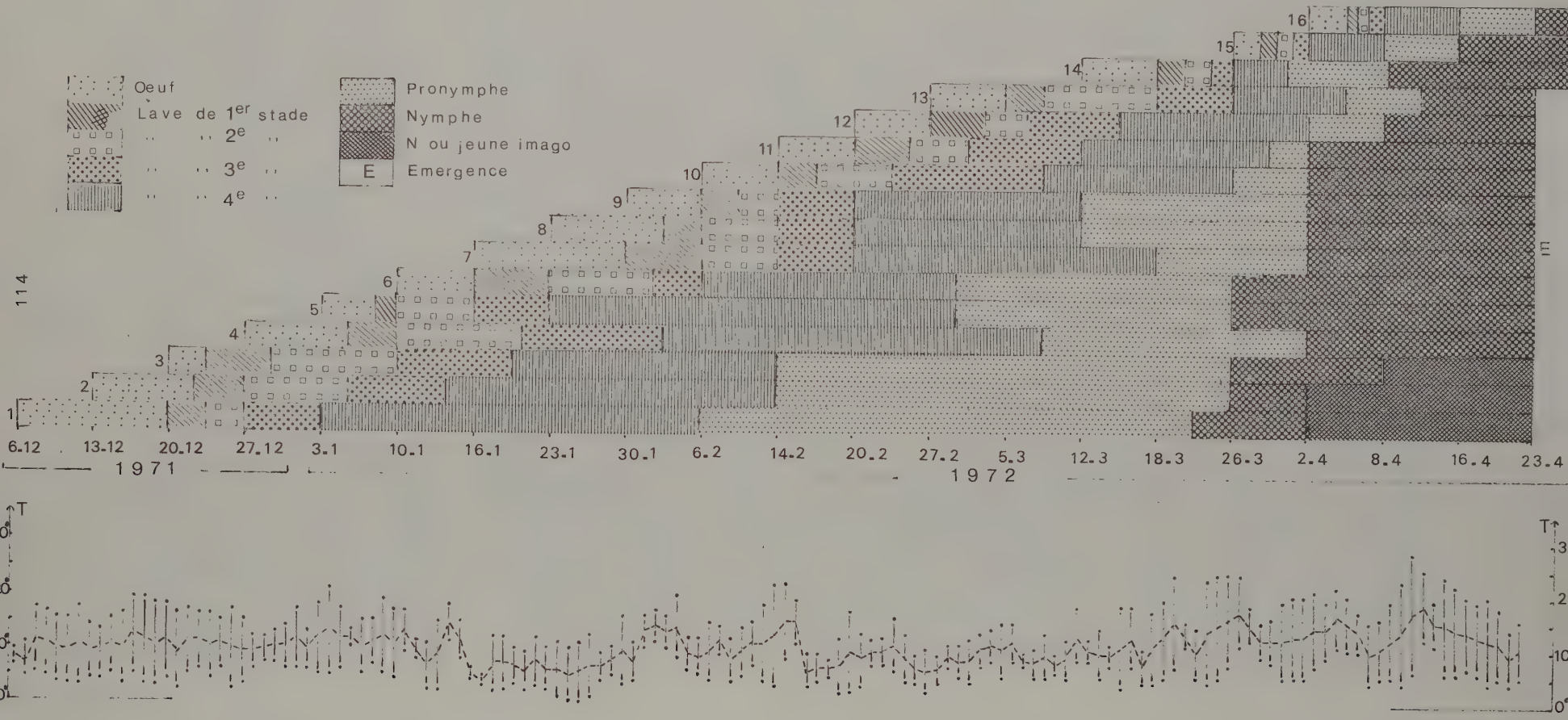


Fig 8

voyons en effet, qu'avec une semaine de différence, les lots 4 et 5 parviennent en même temps (le 10 janvier 1972) au deuxième stade larvaire, mais la suite du développement est accélérée pour le cinquième lot par rapport au quatrième. La même remarque peut se faire à propos des lots 13 et 14 qui ont été placés dans la nature à deux semaines d'intervalle. Par contre, les lots 7, 8 et 9 parviennent au troisième stade larvaire à la même date (14 février 1972) mais la suite de leur développement reste synchronisée.

Il semblerait donc que des températures favorables se traduisant par une évolution rapide au niveau d'un stade de développement puissent avoir un effet positif sur la durée des stades ultérieurs. Cette action différée de la température a été particulièrement étudiée par HAFEZ (1973) sur Gryllus campestris L. (Orthoptère). Cet auteur constate, en effet, qu'un séjour larvaire de 66 à 115 jours à la température constante de 20° aboutit à une augmentation progressive de la durée du protostade (= prénymphe). Il met également en évidence une action de la température de développement larvaire sur l'intensité de la diapause prénymphale. Un séjour plus ou moins prolongé des larves à 20°, suivi d'un transfert à 30°, donne un pourcentage de diapause variant de 96 % à 0 % lorsque la durée de la première phase passe de 12 à 115 jours. Inversement, un passage de 30° à 20°, effectuée entre le cinquième et le neuvième stade larvaire, se traduit par un pourcentage de diapause variant de 17 % à 64 % selon que le séjour à 30° se prolonge respectivement jusqu'au septième et neuvième stade.

HAFEZ décompose ainsi la vie larvaire en trois zones distinctes eu égard aux conditions thermiques (30° et 20°) :

- Stades 1, 2 et 3 : chaleur "obligatoire" pour la survie des larves. Une forte mortalité est enregistrée si les insectes sont soumis à une température de 20° dès leur éclosion.

- Stades 4, 5 et 6 : chaleur "facultative", l'animal pouvant subir de grandes variations de températures sans que le déterminisme de la diapause soit modifié.

- Stades 7, 8 et 9 : chaleur "déterminante" pour la diapause prénymphale qui est induite par une température de 30 °.

Il y aurait ainsi, selon le concept de BECK (1968 a et b) deux programmes de développement différents - l'un à 20° sans diapause, l'autre à 30° avec diapause - programmes qui relèveraient de processus physiologiques sous la dépendance des conditions thermiques subies par les trois derniers stades larvaires. Inversement, on pourrait penser à l'existence d'un seul programme de développement mais influencé par la température. Ce programme unique pourrait correspondre à l'état de "diapausigenèse" défini par CAYROL & al (1963) et qui, dans le cas présent, débuterait au 7ème stade larvaire et serait plus ou moins complètement éliminé au moment du passage au stade prénymphal lorsqu'on soumet l'insecte à la température de 20°.

B) Hivernation au stade imaginal :

Durant quatre hivers successifs nous avons prospecté différents biotopes situés au voisinage de parcelles cultivées en blé, dans la région de Meknès, ou de prairies de graminées, dans le Moyen Atlas. Malgré ces nombreuses prospections seuls quelques individus ont pu être retrouvés en hivernation. C'est ainsi que le 28 décembre 1971 deux Asolcus grandis THOMS. et une femelle de O. nigerrimus ont été trouvés engourdis sous un bouclier de Saissetia oleae BERN (Hom. Lecaniidae) prélevé dans une olivette à Aïn Taoujtat. Ce bouclier présentait dorsalement un trou régulièrement circulaire, caractéristique d'un parasitisme antérieur par Scutellista cyanea MOTSCH. (Hym. Pteromalidae). Un autre bouclier renfermait deux Asolcus basalis WOLL. et un couple de O. nigerrimus.

Toujours à Aïn Taoujtat, nous avons capturé le 8 février 1973, à l'aide d'un aspirateur à bouche et à la face inférieure des feuilles d'un Oranger (Citrus sinensis L.) attaqué par Icerya purchasi MASK (Hom. Margarodidae), les espèces sui-

vantes : un Asolcus semistriatus NEES, un A. grandis, trois Telenomus heydeni MAYR, deux Gryon n.sp et une femelle de O.telenomicida.

Le 13 février 1974, nous avons récolté à Bou Fekrane, des graines plus ou moins desséchées de Faux Poivrier (Schinus molle L.) que nous avons ramenées au laboratoire et placées à 30° dans un cylindre en matière plastique fermé hermétiquement. Deux jours plus tard, il en est sorti un couple de O. nigerrimus et une femelle de O. fecundus.

Deux essais d'hivernation artificielle, sans apport d'eau et de nourriture, ont été réalisés :

- le 29 novembre 1971 nous avons introduit, après les avoir nourris pendant 4 jours, 50 couples de chaque espèce d'Ooencyrtus dans trois cylindres en matière plastique transparente placés sous abri, dans des conditions naturelles, et au fond desquels nous avons disposé différents types de refuges possibles (morceaux d'écorce éclatée, feuilles mortes, fragments de chaume). Un contrôle effectué le 5 janvier 1972 nous a montré que tous les Ooencyrtus étaient morts.

- le 30 novembre 1971, vingt couples de chaque espèce d'Ooencyrtus ont été introduits respectivement dans 3 cylindres en matière plastique transparente, finement perforés, fermés à une extrémité et pourvus à l'autre extrémité d'un anneau de tôle galvanisée que nous avons enfoncé dans l'écorce plus ou moins éclatée d'un vieux sapin (Abies pectinata DC.)

Un contrôle quotidien nous a permis de suivre la mortalité et de constater qu'aucun adulte n'a pu survivre au-delà du 7 janvier 1972.

Un élevage par couples isolés, effectué dans des tubes de verre, avec apport régulier d'eau et de nourriture, nous a permis d'enregistrer les longévités indiquées dans le tableau 22 et relatives aux femelles, les mâles ayant manifesté des durées de vie beaucoup plus courtes.

- Tableau 22 -

Longévité (en jours) de femelles hivernantes de O. fecundus (1), O. nigerrimus (2), et O. telenomicida (3).

Espèces	Femelles	1	2	3	4	5
1	Dates	14/10/73 4/ 3/74	26/11/73 10/ 4/74	26/11/73 10/ 4/74	26/11/73 23/ 3/74	26/11/73 30/ 3/74
	Longévité	142	136	136	117	124
2	Dates	22/11/73 9/ 3/74	22/11/73 18/ 3/74	21/11/73 10/ 3/74	21/11/73 10/ 3/74	21/11/73 23/ 2/74
	Longévité	107	116	109	109	94
3	Dates	20/10/73 30/ 3/74	9/12/73 12/ 3/74	9/12/73 23/ 3/74	9/12/73 30/ 3/74	9/12/73 18/ 3/74
	Longévité	162	93	104	111	99

Espèces	Femelles	6	7	8	9	10
1	Dates	26/11/73 30/ 3/74	14/10/73 23/ 2/74	26/11/73 18/ 3/74	26/11/73 12/ 3/74	26/11/73 4/ 3/74
	Longévité	124	133	113	107	99
2	Dates	22/11/73 27/ 2/74	22/11/73 11/ 2/74	21/11/73 11/ 2/74	21/11/73 11/ 2/74	22/11/73 23/ 1/74
	Longévité	99	83	82	82	63
3	Dates	9/12/73 18/ 3/74	22/11/73 4/ 3/74	22/11/73 4/ 3/74	22/11/73 9/ 3/74	20/10/73 23/ 2/74
	Longévité	99	103	103	108	127

Le tableau 22 montre que la plupart des femelles ont pu hiverner normalement, certaines femelles étant même restées à l'état de vie ralentie durant tout l'hiver et une partie de l'automne. Le maximum de longévité a été réalisé par une femelle de O. telenomicida qui a vécu du 20 octobre 1973 jusqu'au 30 mars 1974, soit 5 mois et 10 jours.

Les Ooencyrtus sont donc susceptibles d'hiverner aussi bien à l'état préimaginal qu'à l'état imaginal. Dans ce dernier cas, cependant, la présence d'eau et de nourriture semble indispensable à la survie des hivernants. L'activité des adultes est, en effet, très réduite par temps froid, mais les parasites ne sont pas pour autant immobiles. Les insectes s'alimentent au cours de l'hiver et ne résistent pas très longtemps à l'inanition. La répartition des adultes hivernants dans la nature paraît liée à la présence d'une source de nourriture telle que le miellat secrété par certaines cochenilles (S. olea, I. purchasi). Il semblerait également que les Ooencyrtus recherchent de préférence les biotopes abrités des vents. L'humidité ambiante engendrée par le végétal vivant sous lequel se réfugient les parasites pourrait, par ailleurs, contribuer à la réduction des pertes en eau de ces derniers.

II - NOMBRE THEORIQUE DE GENERATIONS ANNUELLES :

Il existe peu d'observations sur le nombre de générations annuelles des Ooencyrtus. En Espagne, Templado (1957) cite le chiffre de 6 à 7 générations par an pour O. kuwanae. Selon HITCHCOCK (1972), cette même espèce présenterait, aux Etats-Unis, 3 générations annuelles apparaissant respectivement en juillet, août et octobre-novembre ; les adultes de cette dernière génération hiverneraient et reprendraient leur activité au mois d'avril.

Dans le but de préciser le nombre de générations annuelles de nos trois espèces d'Ooencyrtus et de suivre les fluctuations saisonnières de leur longévité et de leur ponte

en fonction des facteurs climatiques, un élevage a été mis en place, à partir de la fin de l'hiver, dans des conditions naturelles. Cinq couples du jour, provenant de l'élevage contrôlé du laboratoire furent placés isolément dans des tubes à hémolyse ayant reçu un morceau de papier buvard imbibé quotidiennement d'eau et une bandelette de papier sur laquelle 2 gouttelettes de milieu nutritif ont été déposées.

Les premiers oeufs pondus par ces adultes sont placés dans des flacons soumis aux conditions climatiques de la nature. En examinant successivement la descendance des premiers adultes de chaque génération, on détermine ainsi le nombre maximum de générations.

A) Nombre de générations pour l'année 1972-73.

La succession des différentes générations est indiquée dans le tableau 23.

- Tableau 23 -

Cycle évolutif de O. fecundus (1), O. nigerrimus (2) et O. telenomicida (3) pour l'année 1972-1973 (durées en jours).

Espèces	Générations	F_1	F_2	F_3	F_4
1	Dates	17/ 4/72 19/ 5/72	20/ 5/72 11/ 6/72	12/ 6/72 4/ 7/72	6/ 7/72 26/ 7/72
	Durées	33	23	23	21
	T° Moy.	12,6	19,3	19,4	22,0
2	Dates	15/ 4/72 28/ 5/72	29/ 5/72 23/ 6/72	28/ 6/72 14/ 7/72	18/ 7/72 5/ 8/72
	Durées	44	26	17	19
	T° Moy.	14,1	18,4	22,6	22,3
3	Dates	10/ 4/72 28/ 5/72	29/ 5/72 23/ 6/72	28/ 6/72 17/ 7/72	20/ 7/72 7/ 8/72
	Durées	49	26	20	19
	T° Moy.	14,1	19,3	21,9	22,7

- Tableau 23 - (suite)

Espèces	Générations	F_5	F_6	F_7	F_8
1	Dates	29/ 7/72 : 18/ 8/72	21/ 8/72 : 15/ 9/72	16/ 9/72 : 23/10/72	26/10/72 : 24/ 4/73
	Durées	21	26	38	181
	T° Moy.	23,1	21,1	18,7	11,6
2	Dates	10/ 8/72 : 26/ 8/72	31/ 8/72 : 26/ 9/72	28/ 9/72 : 13/11/72	16/11/72 : 12/ 4/73
	Durées	17	27	47	148
	T° Moy.	23,7	19,8	17,2	11,0
3	Dates	9/ 8/72 : 26/ 8/72	29/ 8/72 : 23/ 9/72	25/ 9/72 : 29/10/72	2/11/72 : 12/ 4/73
	Durées	18	26	35	162
	T° Moy.	23,7	19,8	18,5	11,3

Huit générations se sont donc succédé avec des durées variant de 17 à 181 jours selon l'époque de l'année. En première approximation, la durée de chaque génération est fonction de la température moyenne de la période durant laquelle elle se déroule ; elle est d'autant plus élevée que la température est plus basse. On note, cependant, quelques exceptions à cette règle. C'est ainsi que, dans le cas de O. fecundus, la F_6 a demandé 26 jours contre 23 jours pour la F_2 alors que la température moyenne était plus élevée (respectivement 21,1° et 19,3°). La même remarque peut se faire à propos de la F_7 (38 jours ; 18,7°) et de la F_1 (33 jours ; 12,6°). On retrouve un phénomène identique avec la F_7 (47 jours 17,2°) et la F_1 (44 jours ; 14,1°) de O. nigerrimus. La fréquence des températures inférieures au seuil de développement pourrait être à l'origine de ce phénomène.

B) Nombre de générations pour l'année 1973-1974.

Les dates d'apparition des différentes générations ainsi que leurs durées respectives sont indiquées dans le tableau 24.

- Tableau 24 -

Cycle évolutif de O. fecundus (1), O. nigerrimus (2) et O. telenomicida (3) pour l'année 1973-1974 (durées en jours)

Espèces	Générations	F_1	F_2	F_3	F_4	F_5
1	Dates	29/ 4/73 29/ 5/73	30/ 5/73 26/ 6/73	27/ 6/73 16/ 7/73	17/ 7/73 1/ 8/73	2/ 3/73 15/ 8/73
	Durées	30	27	19	15	13
	T° Moy.	19,9	20,6	24,5	27,4	29,6
2	Dates	12/ 4/73 20/ 5/73	21/ 5/73 20/ 6/73	21/ 6/73 6/ 7/73	7/ 7/73 25/ 7/73	26/ 7/73 11/ 8/73
	Durées	38	30	15	18	16
	T° Moy.	17,0	20,1	25,6	24,3	28,0
3	Dates	12/ 4/73 20/ 5/73	21/ 5/73 20/ 6/73	21/ 6/73 8/ 7/73	9/ 7/73 26/ 7/73	27/ 7/73 14/ 8/73
	Durées	38	30	17	17	18
	T° Moy.	17,0	20,1	24,1	24,8	28,6

Espèces	Générations	F_6	F_7	F_8	F_9	F_{10}
1	Dates	16/ 8/73 30/ 8/73	1/ 9/73 16/ 9/73	17/ 9/73 13/10/73	14/10/73 25/11/73	26/11/73 19/ 4/74
	Durées	14	16	26	42	145
	T° Moy.	28,8	22,0	19,1	17,7	10,0
2	Dates	12/ 8/73 25/ 8/73	26/ 8/73 13/ 9/73	14/ 9/73 9/10/73	10/10/73 21/11/73	22/11/73 5/ 5/74
	Durées	13	18	25	42	165
	T° Moy.	30,5	25,2	19,2	17,7	10,3
3	Dates	15/ 8/73 31/ 8/73	1/ 9/73 20/ 9/73	21/ 9/73 19/10/73	20/10/73 9/12/73	10/12/73 25/ 4/74
	Durées	16	19	28	50	137
	T° Moy.	28,6	18,5	18,4	15,6	10,1

L'année ayant été plus chaude, 10 générations se sont succédé avec des durées variant de 13 à 165 jours selon l'époque de l'année. Les mêmes remarques que précédemment peuvent se faire à propos de l'influence de la température moyenne sur la durée de chaque génération.

C H A P I T R E V

POTENTIEL REPRODUCTEUR

I - DESCRIPTION DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR FEMELLE (Planche IV) :

L'étude de l'appareil génital femelle de O. fecundus a été réalisée à l'aide de la technique suivante : dissection de la femelle dans du Ringer, prélèvement de l'appareil reproducteur, coloration au giemsa R ou au carmin acétique avec, dans ce cas, fixation préalable au CARNOY.

Les ovaires, relativement volumineux, sont repliés sur eux-mêmes et forment deux masses compactes situées de part et d'autre de l'intestin moyen et remplissant toute la partie antérieure de l'abdomen. Chacun d'eux se compose de trois ovarioles du type méroïstique polytrophique s'ouvrant dans un oviducte assez court, à parois épaisses ; les deux oviductes débouchent symétriquement dans un énorme vagin en forme de poche allongée d'arrière en avant.

Deux glandes collétériques coiffent dorsalement

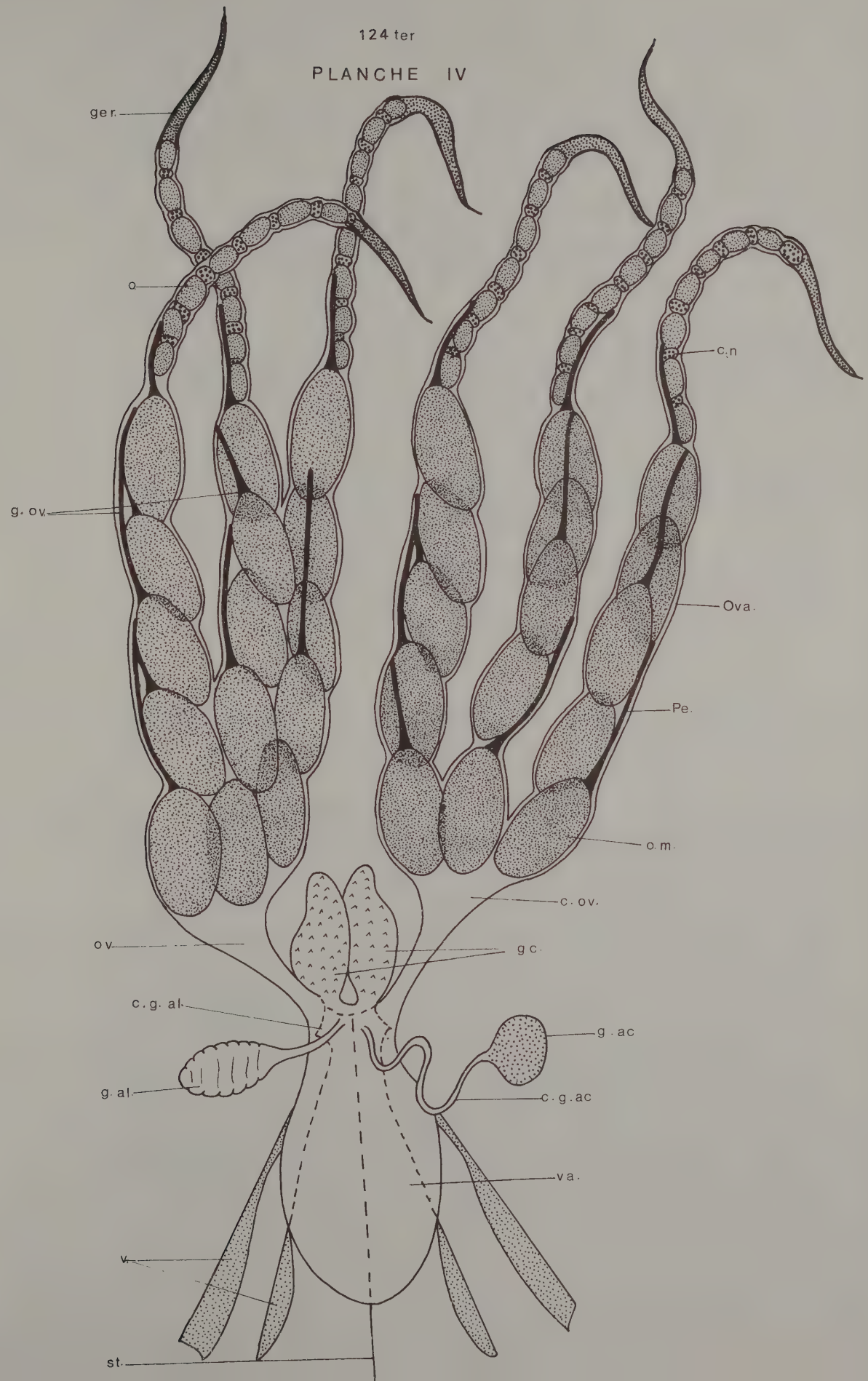
- PLANCHE IV -

SCHEMA DE L'APPAREIL GENITAL D'UNE FEMELLE d'O. FECUNDUS

AGEE DE 10 JOURS ET N'AYANT JAMAIS PONDU

- ger : germarium avec son filament terminal
- o.m. : ovocyte mûr
- g.c. : glandes collétériques
- g. ac : glande acide
- c.g.ac : canal de la glande acide
- g. al. : glande alcaline
- c.g.al.: canal de la glande alcaline
- ov. : oviducte
- va. : vagin
- c.n. : cellules nourricières ou Trophocytes
- Pe. : pédoncule de l'ovocyte
- g. ov. : gaine ovarique
- c. ov. : calice de l'ovaire
- o. : ovocyte
- v. : valves
- st. : stylet
- ova. : ovariole

PLANCHE IV



chaque oviducte et viennent s'ouvrir dans la région terminale du vagin.

A la base de la tarière se trouvent les orifices des glandes à venin qui sont de deux types :

- à gauche, une glande alcaline, allongée et transparente,
- à droite, une glande acide, de forme sphérique, facilement identifiable lors de la dissection par sa couleur brun-jaune et pourvue d'un long canal excréteur à calibre très fin.

La spermathèque semble faire défaut chez cette espèce à parthénogenèse thélytoque.

En l'absence d'hôte, chaque ovariole peut stocker de 3 à 5 oeufs mûrs, plus ou moins entassés les uns sur les autres et longuement pédonculés.

II - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LE POTENTIEL REPRODUCTEUR :

La température, en corrélation le plus souvent avec l'humidité relative, exerce une nette influence sur tous les processus biochimiques dont relève la physiologie de l'insecte. L'ovogenèse, l'accouplement et la ponte, en particulier, ne peuvent se réaliser que dans des limites thermiques bien précises, variables selon les espèces. C'est ainsi que la ponte n'a lieu qu'aux températures comprises entre 2 et 28° pour Psylliodes chrysocephala L. (BONNEMAISON & JOURDHEUIL, 1954), entre 10° et 37° pour Leptinotarsa decemlineata SAY (GRISON, 1957), entre 5 et 35° pour Toxoptera graminum ROND (WADLEY, 1931 ; in ROCKSTEIN, 1964) et entre 10 et 40° pour Bruchus obtectus SAY (MENUSAN, 1935 ; in ROCKSTEIN, 1964). A l'intérieur de cet intervalle thermique, il est possible de

définir une température optimale de part et d'autre de laquelle la fécondité diminue. Cet optimum thermique est de 8° pour P. chrysocephala (BONNEMAISON & JOURDHEUIL, 1954), de 26° pour Opius concolor SICULUS (RAGUSA, 1974), de 25° pour Acanthoscelides obtectus SAY (CARLE, 1965) et de 6° pour Mormoniella vitripennis WALKER (MOURSI, 1946).

La température de développement préimaginal peut également avoir une influence sur le potentiel reproducteur des femelles et la fertilité des mâles. Un tel effet a pu être mis en évidence sur plusieurs espèces d'insectes.

Dans le cas de l'hyponomeute du Pommier Hyponomeuta malinellus ZELL. (Lep. Hyponomeutidae), des températures inférieures à 21° pendant le stade nymphal et les premiers jours de la vie imaginale peuvent déterminer une importante réduction de la fécondité (POPOV, 1956).

Les femelles d'Agrotis segetum DEN. & SCHIFF. issues de chrysalides placées à basse température parviennent à maturité sexuelle au moment de l'éclosion, ce qui n'est pas le cas pour celles provenant de chrysalides élevées à haute température (POSPELOV, 1911).

Les mâles d'Anagasta kühniella ZELL.(Lep. Pyralidae) issus de chrysalides ayant séjourné à 27° sont stériles (RAICHOUDHURY, 1936).

MOURSI (1946) a remarqué une baisse régulière de la capacité reproductrice des femelles de M. vitripennis (Hym. Pteromalidae) lorsque le dernier stade larvaire ou la nymphe sont soumis, pendant des délais croissants, à une température comprise entre - 8 et + 16° C.

YAN STEENBURGH (1934) a montré que des nymphes de Trichogramma minutum RILEY (Hym. Trichogrammatidae) maintenues pendant 75 jours à une température comprise entre 35° et 45° F donnent naissance à des femelles dont la fécondité

est réduite de moitié par rapport à celles provenant de nymphes élevées à des températures normales plus élevées.

IJIMA (1940) constate une stérilité totale des mâles et femelles d'Eucosma schistaceana SNELLEN lorsqu'on soumet les nymphes à une température de 32° C.

BONNEMAISON (1960) a effectué diverses expériences avec Mamestra brassicae L. (Lep. Noctuidae) qui lui ont permis d'aboutir aux conclusions suivantes : des chrysalides placées à 28° donnent naissance à des mâles stériles et à des femelles de fécondité très réduite. Cette sensibilité aux hautes températures est surtout manifeste dans les cinq derniers jours de la nymphose. Une température de 27° appliquée aux chenilles et aux chrysalides empêche les ovocytes de se développer. Un élevage des chenilles et des chrysalides aux températures respectives de 27° et 17° se traduit par une baisse de fécondité moyenne. Une nette réduction de la fertilité s'observe quand on soumet les 3ème et 4ème stades larvaires à une température de 12°, les autres stades étant élevés à 20 ou 25°.

FINLAYSON (1961) a effectué le développement préimaginal d'Aptesis basizona GRAV. (Hym. Ichneumonidae) à différentes températures comprises entre 6 et 28° et enregistré un maximum de fécondité des femelles entre 20 et 24° et un maximum de fertilité des mâles entre 16 et 24°. La fécondité et la fertilité sont fortement altérées aux températures extrêmes de 6° et 28°.

HANNA (1935) expose les nymphes d'Euchalcidia caryobori HANNA (Hymenoptera, Chalcididae) à une température de 16° pendant 10, 25 et 40 jours et constate les pourcentages de stérilité respectifs suivants : 0 %, 63,5 % et 90,5 % pour les femelles, 70 %, 90 % et 100 % pour les mâles. Par contre, un séjour prolongé à basse température du dernier stade larvaire n'affecte en rien la capacité reproductrice des adultes. L'action des basses températures au niveau des nymphes se traduit par une malformation des ovarioles et par un arrêt de développement des ovocytes et des spermatocytes.

La température de développement préimaginal peut également avoir un effet sur la vigueur sexuelle des adultes. C'est ainsi que les mâles de Drosophila melanogaster MEIGEN (Dip. Drosophilidae) issus de 13° ont une vigueur sexuelle plus faible que celle des mâles issus de 15° ; inversement, les femelles de 13° ont généralement une réceptivité supérieure à celles de 25°, (COHET, 1972).

A) Variations de la fécondité en fonction de la température à laquelle sont soumises les femelles.

1) Influence des températures constantes

a) Cas de O. fecundus

a1) Essai à 25 - 30°.

Dès leur émergence, les insectes ont été répartis en différents lots puis placés respectivement à une température constante de 25 ou 30° et à une humidité relative de 60 %. Quatre lots, par température, ont été retenus :

1er lot : femelles vierges nourries (N)
2ème lot : femelles vierges non nourries (NN)
3ème lot : femelles fécondées nourries (N)
4ème lot : femelles fécondées non nourries (NN)

Chaque lot compte 10 femelles ou 10 couples placés isolément dans des tubes en verre fermés par un tampon de coton. Les femelles nourries reçoivent une alimentation à base de miel et sont régulièrement abreuvées à l'aide d'un papier buvard imbibé d'eau. Les femelles non nourries sont pourvues uniquement en eau. Une ponte fraîche d'A. cognata est introduite quotidiennement dans chaque tube.

Les fécondités totales obtenues sont groupées dans le tableau 25.

- Tableau 25 -

Influence des températures constantes de 25 et 30° sur la fécondité (après transformation logarithmique) de femelles nourries (N) et non nourries (NN) de O. fecundus.

T°		25°				30°			
Lots		Vierges		Fécondées		Vierges		Fécondées	
		NN	N	NN	N	NN	N	NN	N
Femelles	1	0,301	1,491	0,301	1,740	1,491	1,968	0,778	1,643
	2	0,845	1,633	1,146	1,924	1,580	1,991	1,462	1,839
	3	1,681	1,886	1,544	2,017	1,748	2,114	1,724	1,949
	4	1,707	1,892	1,568	2,041	1,826	2,130	1,886	2,025
	5	1,819	2,000	1,857	2,107	1,869	2,167	1,919	2,057
	6	1,869	2,013	2,013	2,149	1,903	2,196	1,944	2,152
	7	2,000	2,097	2,057	2,179	1,964	2,207	2,083	2,209
	8	2,037	2,199	2,090	2,255	2,072	2,240	2,143	2,228
	9	2,049	2,288	2,093	2,288	2,127	2,253	2,179	2,243
	10	2,133	2,340	2,173	2,305	2,187	2,340	2,223	2,253
Total		16,444	19,840	16,843	21,007	18,768	21,608	18,322	20,599
Effectif		10	10	10	10	10	10	10	10
Moyenne		1,644	1,984	1,684	2,101	1,877	2,161	1,832	2,060
Variance		0,357	0,074	0,343	0,031	0,051	0,013	0,190	0,041

Pour étudier l'influence de la température, de la nourriture et de l'accouplement sur la fécondité, ainsi que les interactions possibles entre ces différents facteurs, nous avons établi le tableau d'analyse de la variance ci-après.

- Tableau d'analyse de la variance -

Source de variation	Somme des carrés des écarts	d.l.	Carré moyen	F				Conclusions
				calculé	tabulaire			
					d.l.	0,05	0,01	
A(25°/30°)	0,3333	1	0,3333	2,42	1/72	3,97	7,00	N.S.
B (V/F)	0,0002	1	0,0002	1	-	-	-	N.S.
AB	0,1140	1	0,1140	1	-	-	-	N.S.
C (NN/N)	2,0089	1	2,0089	14,61	-	-	-	H.S.
AC	0,0746	1	0,0746	1	-	-	-	N.S.
BC	0,0005	1	0,0005	1	-	-	-	N.S.
ABC	0,0221	1	0,0221	1	-	-	-	N.S.
Résidu	2,5536	72	0,1375					

L'analyse statistique ne révèle aucune différence significative entre les fécondités des femelles élevées respectivement à 25 et 30°. Il en est de même pour les femelles vierges et les femelles fécondées. Il existe, par contre, une différence hautement significative entre les femelles nourries et les femelles non nourries.

a2) Essai à 20 - 35°.

Cet essai a été réalisé en même temps que le précédent, mais n'a utilisé que des femelles fécondées et nourries. Les résultats des fécondités moyennes obtenues aux 4 températures constantes de 20-25-30 et 35° sont résumés dans le tableau 26.

- Tableau 26 -

Influence des températures constantes de 20-25-30 et 35° sur la fécondité (en log x) de O. fecundus

Températures	20°	25°	30°	35°
Total	3,414	37,722	38,725	10,017
Effectif	5	18	18	5
Moyenne	0,683	2,096	2,151	2,003
Variance	0,345	0,310	0,012	0,107

Les fécondités moyennes enregistrées sont les suivantes : 5,70 à 20° ; 133,50 à 25° ; 146,10 à 30° et 102,40 à 35°. On observe donc une baisse importante de la fécondité à 20°. L'analyse statistique à l'aide du critérium F de SNEDECOR permet, en outre, d'aboutir aux conclusions suivantes :

- pas de différence significative entre 25 et 30°
- différence significative entre 30 et 35° d'une part, 25 et 35 ° d'autre part.

a_3) Rythme de ponte.

Les courbes de la figure 8 indiquent, pour chacune des 4 températures constantes de 20-25-30 et 35°, les variations de la fécondité moyenne journalière en fonction de l'âge des

femelles. L'aspect de ces courbes est différent selon la température considérée. A 20°, la ponte moyenne journalière reste très faible durant toute la vie imaginale des femelles. A 25 et 30°, la ponte est d'abord peu élevée, puis augmente rapidement pour passer par un maximum et diminuer ensuite au fur et à mesure que les femelles vieillissent. A 35°, la ponte est maximale dès le premier jour de la vie des femelles, puis subit une décroissance rapide pour s'arrêter complètement en l'espace de 9 jours.

Les différentes courbes obtenues permettent, par ailleurs, de tirer quelques conclusions quant à la période de pré-oviposition, la fécondité journalière maximale et la durée totale de la ponte.

La période de pré-oviposition correspond à l'intervalle de temps qui sépare l'émergence du dépôt des premiers oeufs, et représente le délai nécessaire à la maturation des gonades.

Dans la majorité des cas, la maturation des gonades est influencée par la température. Les hautes températures raccourcissent la période de pré-oviposition alors que les basses températures la prolongent. Dans le cas particulier des Ooencyrtus, les femelles semblent mûres dès leur émergence puisque, pour des températures comprises entre 25 et 35°, la ponte a lieu dès les premières 24 heures qui suivent la naissance. Un allongement de la période de pré-oviposition s'observe néanmoins à 20°, les premières pontes n'étant déposées qu'à partir du troisième jour de la vie des femelles.

La fécondité journalière maximale est d'autant plus importante que la température est plus élevée. L'amplitude des variations est assez grande puisque la fécondité maximale passe de 1,85 oeufs à 20° à 21 à 35°, c'est-à-dire qu'elle est multipliée par plus de 11. On constate également que plus la température est élevée, plus le régime maximal de ponte est atteint rapidement. Ce résultat peut s'interpréter comme la conséquence d'une accélération de l'activité métabolique

INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LA FECONDITE MOYENNE JOURNALIERE DES OOENCYRTUS

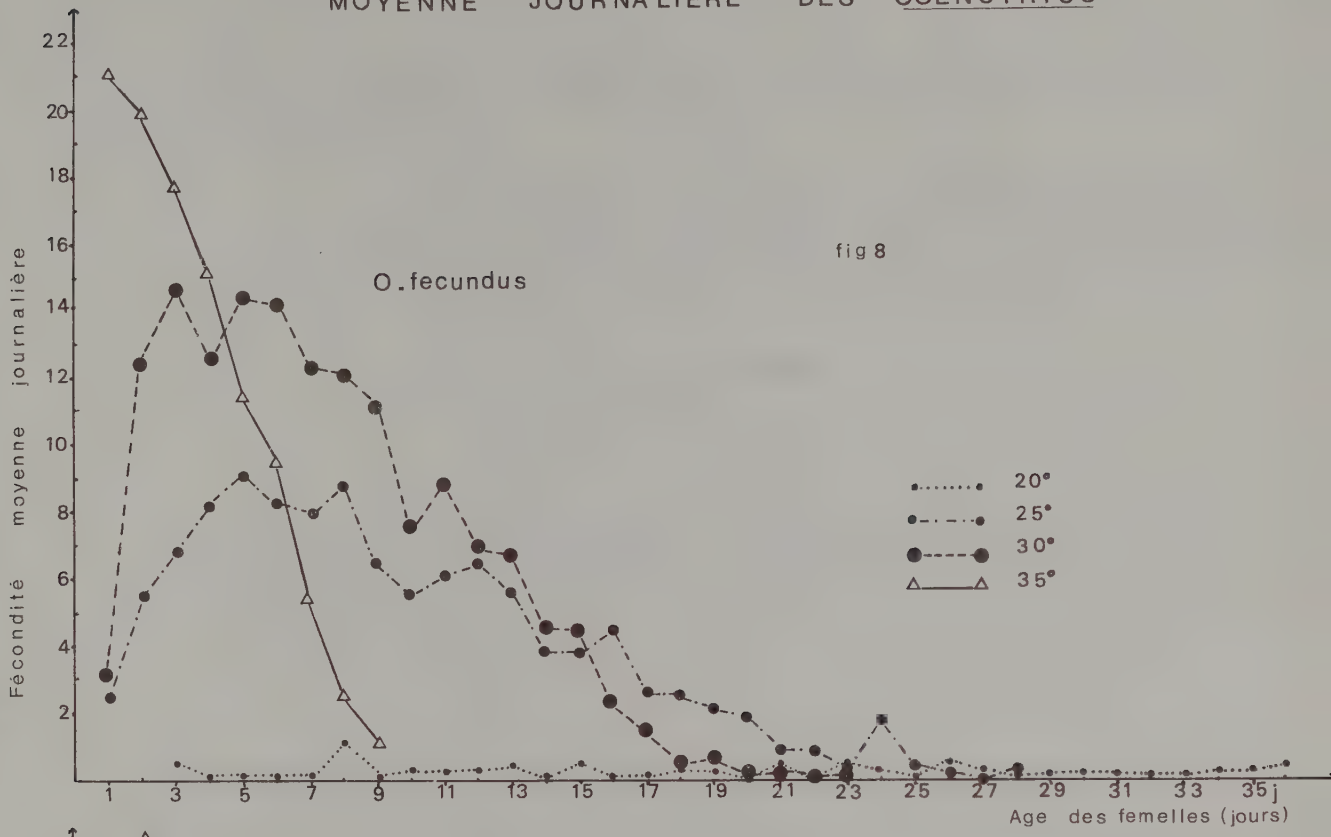


fig 8

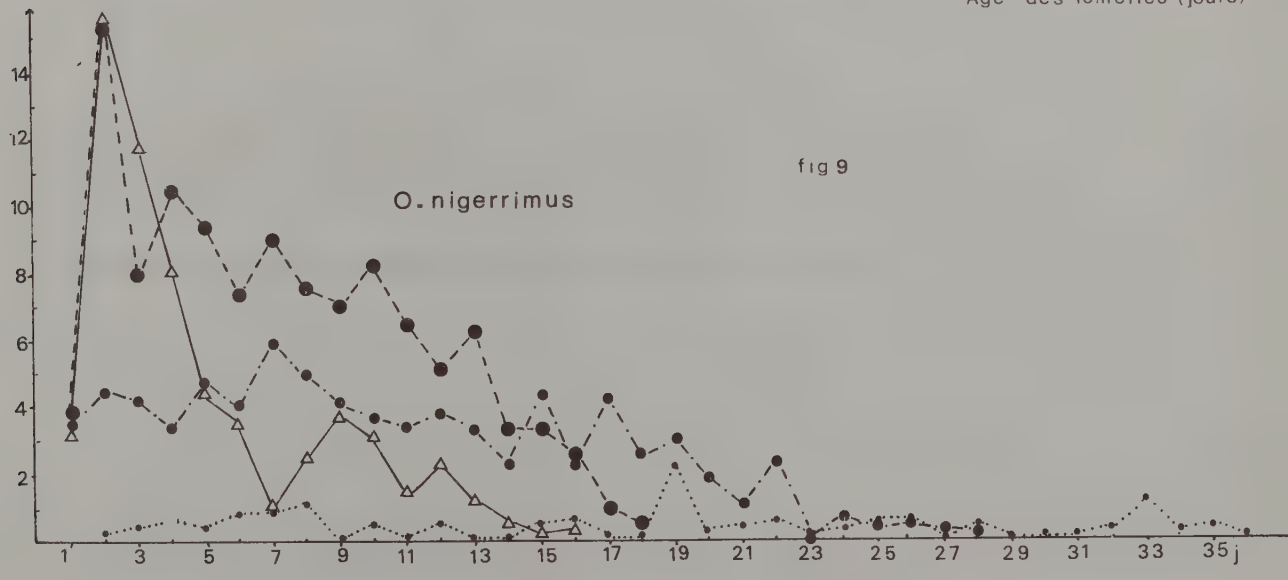


fig 9

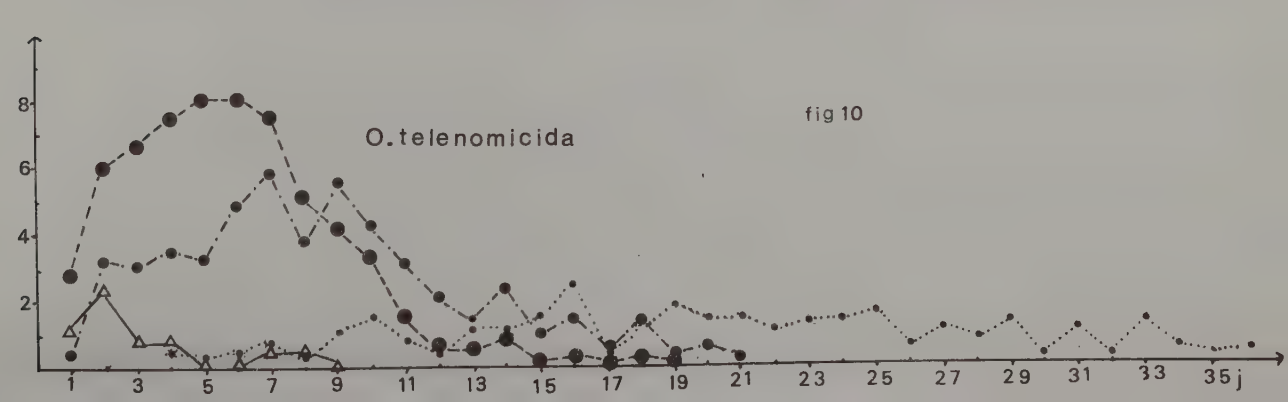


fig 10

sous l'effet de l'augmentation de la température (DAVID & CLAVEL, 1969).

La durée totale de ponte est d'autant plus longue que la température est plus faible ; elle passe en effet de 9 à 38 jours lorsque la température s'abaisse de 35 à 20°.

b) Cas de O. nigerrimus

b_1) Essai à 25-30°.

Le protocole expérimental est identique à celui indiqué pour O. fecundus. Les résultats sont consignés dans le tableau 27.

- Tableau 27 -

Influence des températures constantes de 25 et 30° sur la fécondité (en log x) de femelles nourries (N) et non nourries (NN) de O. nigerrimus.

T°		25°				30°			
Lots		Vierges		Fécondées		Vierges		Fécondées	
		NN	N	NN	N	NN	N	NN	N
Femelles	1	1,380	1,740	1,255	1,748	1,114	1,903	1,000	1,716
	2	1,653	1,740	1,398	1,763	1,398	1,934	1,114	1,785
	3	1,663	1,756	1,431	1,819	1,544	1,978	1,301	1,785
	4	1,740	1,826	1,491	1,826	1,568	2,008	1,462	1,949
	5	1,740	1,898	1,556	1,903	1,580	2,021	1,633	2,004
	6	1,792	1,914	1,580	1,908	1,613	2,025	1,653	2,057
	7	1,806	1,973	1,633	1,914	1,653	2,107	1,748	2,057
	8	1,839	2,057	1,778	1,973	1,707	2,140	1,813	2,061
	9	1,909	2,124	1,806	2,021	1,813	2,158	1,819	2,090
	10	1,914	2,179	1,881	2,029	1,914	2,199	1,903	2,110
Total		17,437	19,207	15,811	18,906	15,904	20,474	15,448	19,615
Effectif		10	10	10	10	10	10	10	10
Moyenne		1,744	1,921	1,581	1,891	1,590	2,047	1,545	1,961
Variance		0,024	0,026	0,039	0,010	0,049	0,010	0,098	0,021

- Tableau d'analyse de la variance -

Source de variation	Sommes des carrés des écarts	d.l.	Carré moyen	F calculé	F tabulaire d.l.	F tabulaire 0,05	F tabulaire 0,01	Conclusions
A(25/30°)	0,000	1	0,000	0,00	1/72	3,97	7,00	NS
B (V/F)	0,131	1	0,131	3,74	-	-	-	NS
AB	0,005	1	0,005	0,14	-	-	-	NS
C (NN/N)	2,313	1	2,313	66,08	-	-	-	HS
AC	0,187	1	0,187	5,34	-	-	-	S
BC	0,011	1	0,011	0,31	-	-	-	NS
ABC	0,038	1	0,038	1,08	-	-	-	NS
Résidu	2,496	72	0,035					

L'analyse statistique n'indique aucune différence significative entre les fécondités des femelles élevées respectivement à 25 et 30°. L'accouplement ne semble pas également influencer la fécondité des femelles. La nourriture exerce, par contre, un effet hautement significatif sur le potentiel reproducteur de l'espèce. On note, par ailleurs, une interaction entre la température et la nourriture. L'étude de cette interaction indique que :

- l'influence de la nourriture sur la fécondité est plus accentuée à 30° qu'à 25°.
- l'influence de la température sur la fécondité se fait mieux sentir sur les femelles nourries que

sur les femelles non nourries. On note, en effet, une différence significative entre 25 et 30° pour les femelles nourries, la fécondité étant plus élevée à cette dernière température.

b_2) Essai à 20-35°.

Cet essai complète le précédent et permet de faire une étude comparée de la fécondité moyenne des femelles fécondées et nourries, élevées respectivement aux 4 températures constantes de 20-25-30 et 35°. Les résultats, exprimés en données logarithmiques, sont réunis dans le tableau 28.

- Tableau 28 -

Influence des températures constantes de 20-25-30 et 35° sur la fécondité (en log x) de O. nigerrimus

T°	20°	25°	30°	35°
Total	5,801	38,113	40,090	10,506
Effectif	6	20	20	6
Moyenne	0,967	1,906	2,004	1,751
Variance	0,198	0,017	0,017	0,050

Les fécondités moyennes obtenues aux différentes températures testées sont les suivantes : 13,17 à 20°, 84,15 à 25°, 105,05 à 30° et 63,17 à 35°. L'analyse statistique à l'aide du test F indique qu'il y a une différence hautement significative entre 20 et 25° d'une part et entre 30 et 35° d'autre part. Aucune différence significative ne s'observe, par contre, entre 25 et 30°, l'optimum thermique devant se

situer entre ces deux températures.

b_3) Rythme de ponte.

Les variations de la fécondité moyenne journalière en fonction de l'âge des femelles et de la température sont représentées sur la figure 9. Aux températures constantes de 25, 30 et 35°, les courbes respectives passent par un maximum pour décroître ensuite avec l'âge des femelles, la baisse de fécondité étant d'autant plus accélérée que la température est plus élevée. A 20°, la ponte reste très faible et ne dépasse guère 2 oeufs par jour.

Les femelles placées à des températures comprises entre 25 et 35° sont capables de pondre dès le premier jour de leur naissance. A 20°, par contre, on observe un retard dans la ponte, celle-ci ne démarrant que deux jours après l'émergence des femelles.

La fécondité journalière maximale est la même à 30 et 35° ; elle diminue ensuite à 25° pour tomber à un niveau assez bas à 20°. L'amplitude de cette décroissance est assez grande puisque la fécondité maximale passe de 15 à 2 oeufs lorsque la température s'abaisse de 30 à 20°.

Le régime maximal de ponte est atteint au bout de 2, 7 et 19 jours aux températures respectives de 30, 25 et 20°. On note également un allongement de la durée de ponte lorsque la température diminue : de 16 jours à 35°, elle passe à 40 jours à 20°.

c) Cas de O. telenomicida

c_1) Essai à 25 - 30°.

Les résultats, après transformation logarithmique, sont rassemblés dans le tableau 29.

- Tableau 29 -

Influence des températures constantes de 25 et 30° sur la fécondité de femelles nourries (N) et non nourries (NN) de O. telenomicida

T°		25°				30°			
Lots		Vierges		Fécondées		Vierges		Fécondées	
		NN	N	NN	N	NN	N	NN	N
Femelles	1	0,301	1,146	0,301	1,322	0,301	1,322	0,301	0,954
	2	0,301	1,176	0,301	1,431	0,602	1,591	0,699	1,279
	3	0,602	1,431	0,477	1,544	0,602	1,633	0,699	1,301
	4	0,845	1,592	0,477	1,707	0,699	1,724	0,778	1,342
	5	0,845	1,672	0,477	1,724	0,778	1,748	0,778	1,591
	6	0,954	1,748	0,699	1,732	0,845	1,832	0,778	1,613
	7	1,079	1,756	0,778	1,771	0,903	1,903	0,845	1,633
	8	1,079	1,863	1,000	1,845	0,903	1,924	1,255	1,707
	9	1,301	1,996	1,114	1,869	1,146	1,959	1,362	1,785
	10	1,342	2,049	1,301	1,908	1,301	1,987	1,462	1,964
Total		8,650	16,429	6,925	16,855	8,081	17,625	8,976	15,170
Effectif		10	10	10	10	10	10	10	10
Moyenne		0,866	1,643	0,692	1,685	0,808	1,762	0,897	1,517
Variance		0,13	0,10	0,12	0,04	0,08	0,04	0,13	0,09

Pour voir l'influence de la température, de la nourriture et de l'accouplement sur la fécondité, nous avons établi le tableau d'analyse de la variance ci-après.

- Tableau d'analyse de la variance -

Source de variation	Somme des carrés des données	d.l.	Carré moyen	F				Conclusions
				Calculé	Tabulaire d.l.	Tabulaire 0,05	Tabulaire 0,01	
A(25/30°)	0,012	1	0,012	0,13	1/72	3,97	7,00	NS
B (V/F)	0,103	1	0,103	1,13	-	-	-	NS
AB	0,001	1	0,001	0,01	-	-	-	NS
C (NN/N)	13,999	1	13,999	153,83	-	-	-	HS
AC	0,047	1	0,047	0,52	-	-	-	NS
BC	0,017	1	0,017	0,19	-	-	-	NS
ABC	0,377	1	0,377	4,14	-	-	-	S
Résidu	6,573	72	0,091					

Aucune différence significative de fécondité n'apparaît entre les femelles élevées respectivement à 25 et 30° d'une part et entre les femelles vierges et fécondées d'autre part. On enregistre, par contre, une différence hautement significative entre les femelles nourries et celles qui ne le sont pas.

c_2) Essai à 20 - 35°.

Cet essai a porté sur des femelles fécondées et nourries et permet, en complétant le précédent, de tirer des conclusions quant à l'influence des températures constantes de 20-25-30 et 35° sur la fécondité de O. telenomicida. Les différentes valeurs obtenues pour la fécondité moyenne sont rassemblées dans le tableau 30.

- Tableau 30 -

Influence des températures constantes de 20-25-30 et 35° sur la fécondité (en log x) de O. telenomicida

T°	20°	25°	30°	35°
Total	9,001	33,284	32,795	3,700
Effectif	6	20	20	6
Moyenne	1,500	1,664	1,640	0,617
Variance	0,031	0,064	0,077	0,224

Nous avons enregistré une fécondité moyenne de 33,67 à 20°, de 53,20 à 25°, de 51,45 à 30° et de 6,67 à 35°. L'analyse statistique à l'aide du critérium F de SNEDECOR ne révèle aucune différence significative entre les 3 lots élevés respectivement à 20, 25 et 30° ; il existe, par contre, une différence hautement significative entre chacun de ces lots et celui élevé à 35°, ce dernier manifestant une baisse importante de la fécondité.

c_3) Rythme de ponte

Nous avons représenté sur la figure 10 les variations

de la fécondité moyenne journalière en fonction de l'âge des femelles et de la température. A 35°, la fécondité passe par un maximum de faible amplitude dès le deuxième jour de la vie imaginale puis diminue rapidement pour s'annuler au bout de 9 jours. A 25 et 30°, la ponte moyenne journalière se maintient à un niveau nettement supérieur à celui atteint à 20°, la faible production des oeufs à cette dernière température se trouve cependant compensée par un allongement de la période de ponte.

Pour des températures comprises entre 25 et 35°, les femelles sont aptes à pondre dès les premières heures qui suivent leur naissance. A basse température, au contraire, la période de pré-oviposition s'allonge puisqu'elle atteint 4 jours à 20°.

La fécondité journalière maximale augmente quand on passe de 20 à 30°, mais se trouve fortement diminuée à 35°. Le régime maximal de ponte est atteint au bout de 2 jours à 35°, de 5 jours à 30°, de 7 jours à 25° et de 16 jours à 20°. Il est donc atteint d'autant plus tardivement que la température est plus basse.

La durée de ponte augmente avec l'abaissement de température ; elle passe de 9 jours à 35° à 49 jours à 20°.

2) Influence des températures alternées

Les quelques rares travaux qui ont analysé les effets des températures variables sur le potentiel reproducteur des insectes ont montré que ces températures variables assuraient une fécondité plus élevée des femelles que ne le faisaient les températures constantes.

BONNEMAISON (1951) a remarqué que la fécondité de Brevicoryne brassicae L (Hom. Aphididae) est notablement plus élevée aux températures alternées de 20 et 24° qu'aux températures constantes correspondantes.

KUHNELT (1969) indique que pour une température variant entre le zéro de développement et 26,6° C, les femelles de Toxoptera graminum pondent le double d'oeufs par jour que celles maintenues à une température constante.

Pour étudier l'influence des températures alternées sur la fécondité de O. fecundus, nous sommes partis d'un groupe de 25 femelles dont le développement préimaginal s'est effectué à 30° et nous les avons réparties en cinq lots de cinq femelles chacun :

Lot A : développement imaginal à 30°,
Lot B : développement imaginal à 35°,
Lot C : développement imaginal aux températures alternées de 30 et 35°, avec un rythme de 24 h.,
Lot D : développement imaginal aux températures alternées de 30 et 35°, avec un rythme de 48 h.,
Lot E : développement imaginal aux températures alternées de 30 et 35°, avec un rythme de 72 h.

Les résultats, après transformation logarithmique, sont consignés dans le tableau 31.

- Tableau 31 -

Influence des températures alternées de 30 et 35 ° sur la fécondité de O. fecundus.

Traitements		30°	35°	Alt(1j)	Alt(2j)	Alt(3j)
Femelles	1	2,041	1,908	2,164	2,187	2,009
	2	2,072	1,954	2,196	2,204	2,196
	3	2,090	1,991	2,233	2,220	2,235
	4	2,140	2,029	2,255	2,248	2,240
	5	2,161	2,133	2,310	2,250	2,285
Total		10,504	10,017	11,158	11,110	10,966
Effectif		5	5	5	5	5
Moyenne		2,101	2,003	2,232	2,222	2,193
Variance		0,002	0,007	0,003	0,007	0,012

Le test F de SNEDECOR indique une différence hautement significative entre les fécondités moyennes de ces différents lots (F calculé = 9,319 ; F tabulaire = 4,43 au seuil 1 %). La comparaison 2 à 2 des fécondités moyennes a été réalisée à l'aide du test de KEULS selon le schéma indiqué dans le tableau ci-après.

- Analyse statistique -

Traitements	Moyennes	2,003	2,100	2,193	2,222
Alt (1j)	2,232	0,229 S	0,132 S	0,039 NS	0,010 NS
Alt (2j)	2,222	0,219 S	0,122 S	0,029 NS	-
Alt (3j)	2,193	0,190 S	0,093 S	-	-
30°	2,100	0,097 S	-	-	-
35°	2,003	-	-	-	-
Valeurs de Q_i		Q_5=4,24	Q_4=3,96	Q_3=3,58	Q_2=2,95
Etendues théoriques		D_5=0,135	D_4=0,126	D_3=0,114	D_2=0,092

Ce tableau n'indique aucune différence significative entre les lots C (Alt ; 1 j) ; D (Alt ; 2 j) et E (Alt ; 3 j). Il existe, par contre, une différence significative entre chacun de ces lots et les lots A (30°) et B (35°) pris individuellement. Les fécondités moyennes de ces deux derniers lots sont également significativement différentes. Ces conclusions permettent le classement suivant :

$$\text{Lot B} < \text{Lot A} < \left[\text{Lot C} = \text{Lot D} = \text{Lot E}\right]$$

Quel que soit le rythme adopté, les femelles élevées aux températures alternées de 30 et 35° présentent donc une fécondité supérieure à celle des femelles élevées aux températures constantes correspondantes.

B) Variations de la fécondité en fonction de la température de développement préimaginal.

Dans le but de voir si la fécondité des femelles peut être influencée par la température à laquelle s'est effectué leur développement préimaginal, nous avons fait pondre une femelle à 30° et les oeufs ainsi déposés ont été divisés en trois lots placés respectivement à 20°, 30° et 35°. A l'émergence, toutes les femelles ont été transférées à 30° et 60 % d'humidité relative pour étudier leur fécondité.

Les résultats, après transformation logarithmique, sont rassemblés dans le tableau 32.

- Tableau 32 -

Influence de la température de développement préimaginal (DPI) sur la fécondité des Ooencyrtus.

Espèces		O. fecundus			O. nigerrimus			O. telenomicida		
DPI		20°	30°	35°	20°	30°	35°	20°	30°	35°
Femelles	1	1,919	2,124	1,968	1,799	2,029	1,857	1,663	1,919	1,756
	2	1,949	2,204	1,982	1,845	2,045	1,903	1,707	1,949	1,799
	3	1,991	2,299	1,982	1,881	2,045	1,908	1,732	1,987	1,826
	4	2,033	2,362	2,228	1,919	2,120	1,929	1,771	2,017	1,845
	5	2,110	2,369	2,248	1,973	2,176	1,991	1,792	2,158	1,924
Total		10,004	11,358	10,409	9,417	10,417	9,589	8,666	10,031	9,151
Effectif		5	5	5	5	5	5	5	5	5
Moyenne		2,001	2,271	2,082	1,883	2,083	1,918	1,733	2,006	1,830
Variance		0,006	0,011	0,020	0,004	0,004	0,002	0,003	0,008	0,004

Les valeurs de F obtenues pour les 3 espèces en comparant les fécondités des femelles issues de 20-30- et 35° sont les suivantes :

- O. fecundus : F = 7,784 > 6,93 (1%) HS
- O. nigerrimus : F = 15,876 > 6,93 (1%) HS
- O. telenomicida : F = 18,963 > 6,93 (1%) HS

Il existe donc une différence hautement significative entre les fécondités des femelles ayant effectué leur développement préimaginal respectivement à 20° - 30° et 35°.

La comparaison 2 à 2 des fécondités moyennes a été réalisée à l'aide du test de KEULS.

- Analyse statistique -

Espèces	O. fecundus			O. nigerrimus			O. telenomicida		
Traitements	Moy.	2,001	2,082	Moy.	1,883	1,918	Moy.	1,733	1,830
30-30°	2,271	0,270	0,189	2,083	0,200	0,166	2,006	0,273	0,176
35-30°	2,082	0,081	-	1,918	0,035	-	1,830	0,097	-
20-30°	2,001	-	-	1,883	-	-	1,733	-	-
Valeurs Qi	-	3,77	3,08	-	3,77	3,08	-	3,77	3,08
E tendues th.	-	0,188	0,154	-	0,102	0,083	-	0,121	0,098

La comparaison des écarts entre moyennes avec les étendues théoriques montre que pour les trois espèces étudiées, il n'y a pas de différence significative entre les fécondités des femelles dont le développement préimaginal s'est déroulé respectivement à 20° et 35°. La fécondité de ces mêmes femelles est cependant significativement inférieure à celle des femelles ayant émergé à 30°, d'où le classement suivant :

$$\left[(20\text{-}30°) = (35\text{-}30°)\right] < (30\text{-}30°)$$

Des températures extrêmes agissant au niveau du développement préimaginal semblent donc affecter le potentiel reproducteur des femelles. Cet effet pourrait cependant être attribué au changement de température qui s'opère entre le stade préimaginal et le stade imaginal, indépendamment des températures elles-mêmes. Pour tester cette hypothèse, nous avons conçu l'expérience suivante : 3 lots de pontes d'A. cognata parasitées par O. fecundus ont été placés respectivement à 20°, 30° et 35°. A l'émergence, 30 femelles ont été prélevées dans chaque lot puis réparties par groupes de 10 entre les 3 températures constantes de 20, 30 et 35° pour étudier leur fécondité. Les résultats, après transformation logarithmique, sont consignés dans le tableau 33.

- Tableau 33 -

Influence de la température de développement préimaginal (DPI) sur la fécondité de O. fecundus.

DI = température de développement imaginal

DPI		20°			30°			35°		
DI		20°	30°	35°	20°	30°	35°	20°	30°	35°
Femelles	1	0,477	1,863	1,763	0,778	2,061	1,908	0,000	1,845	1,813
	2	0,602	1,869	1,785	0,903	2,090	1,914	0,000	1,908	1,832
	3	0,602	1,886	1,857	0,954	2,097	1,929	0,000	1,978	1,898
	4	0,699	1,908	1,869	1,000	2,110	1,934	0,000	1,991	1,914
	5	0,778	1,919	1,898	1,041	2,143	2,075	0,000	1,996	1,919
	6	0,778	1,964	1,934	1,079	2,190	2,104	0,301	2,004	1,934
	7	0,845	2,009	1,968	1,114	2,207	2,107	0,301	2,013	1,949
	8	0,903	2,061	1,978	1,204	2,238	2,173	0,477	2,061	1,978
	9	0,954	2,110	2,086	1,230	2,253	2,193	0,477	2,114	2,021
	10	0,954	2,140	2,100	1,322	2,314	2,215	0,603	2,124	2,149
Total		7,592	19,729	19,238	10,625	21,703	20,552	2,159	20,034	19,407
Effectif		10	10	10	10	10	10	10	10	10
Moyenne		0,759	1,973	1,924	1,062	2,170	2,055	0,216	2,003	1,941
Variance		0,026	0,010	0,013	0,027	0,007	0,015	0,059	0,007	0,009

L'analyse statistique, conduite comme précédemment, permet de tirer les conclusions suivantes :

- Lots (20 à 30°), (35 à 30°) et (30 à 30°) : pas de différence significative entre les 2 premiers lots dont les fécondités moyennes (respectivement 96,40 et 102,50) sont inférieures à celle du troisième lot (150,50 oeufs), d'où l'inégalité :

$$\left[(20 \text{ à } 30) = (35 \text{ à } 30)\right] < (30 \text{ à } 30)$$

- Lots (20 à 35), (35 à 35) et (30 à 35) : pas de différence significative entre les 2 premiers lots dont les fécondités moyennes (respectivement 86,60 et 89,30) sont inférieures à celle du troisième lot (117,60), d'où l'inégalité :

$$[(20 \text{ à } 35) = (35 \text{ à } 35)] < (30 \text{ à } 35).$$

- Lots (20 à 20), (30 à 20) et (35 à 20) : les fécondités moyennes de ces 3 lots (respectivement 6,10 - 12,30 et 2,10) peuvent être classées ainsi :

$$(35 \text{ à } 20) < (20 \text{ à } 20) < (30 \text{ à } 20).$$

Il ressort de l'ensemble de ces résultats que les femelles ayant effectué leur développement préimaginal à 30° ont manifesté dans tous les cas une fécondité supérieure à celle des autres femelles. Le changement de température intervenant entre le stade préimaginal et le stade imaginal ne semble pas avoir d'effet dépressif déterminant sur le potentiel reproducteur des femelles, comme nous avons pu le supposer, puisqu'un lot tel que (30 à 35°) a présenté une fécondité moyenne supérieure à celle du lot (35 à 35). Il est possible, par contre, de dire que la température de 30° agissant au niveau du stade préimaginal exerce, par rapport aux deux autres températures testées, un effet favorable sur ce même potentiel reproducteur.

C) Discussion et conclusions :

L'étude de l'influence de la température sur le potentiel reproducteur des Ooencyrtus avait essentiellement pour but de déterminer, pour chaque espèce, la température optimale d'élevage au laboratoire et de voir les effets possibles de la température sur les populations naturelles.

L'optimum thermique semble se situer entre 25 et 30° pour O. fecundus et O. nigerrimus. Cette deuxième espèce est cependant plus sensible aux hautes températures (35°) que la première. Inversement, la première espèce est plus sensible aux basses températures (20°) que la seconde. O. telenomicida se caractérise, quant à elle, par un optimum thermique voisin de

25°, une bonne adaptation aux basses températures (20°) et une très forte sensibilité aux hautes températures (35°).

Par rapport aux températures constantes de 30 et 35°, les femelles de O. fecundus élevées aux températures alternées correspondantes ont manifesté une fécondité plus élevée.

La température de développement préimaginal semble également avoir une influence sur la capacité reproductrice des femelles. Des températures basses (20°) ou élevées (35°) agissant au niveau des stades préimaginaux exerceraient un effet défavorable sur la fécondité des femelles quelle que soit la température à laquelle ces femelles sont placées après leur émergence. De telles températures extrêmes seraient susceptibles d'affecter le fonctionnement ovarien soit directement en provoquant une malformation des ovarioles et un arrêt de développement des ovocytes (HANNA, 1935), soit indirectement en perturbant le métabolisme de l'insecte (MOURSI, 1946). Un séjour prolongé aux basses températures conduirait notamment à l'épuisement des réserves adipeuses de l'animal qui ne serait plus en mesure d'assurer normalement son ovogenèse. C'est ainsi que FLANDERS (1938) a constaté une réduction de la quantité de cellules adipeuses chez les imagos de Tetrastichus sp. issus de nymphes ayant séjourné pendant 2 semaines au réfrigérateur.

La période de pré-oviposition qui correspond à la phase de maturation des gonades est généralement d'autant plus courte que la température est plus basse. Elle passe de 2-4 jours à 25-27°C à plus de 17 jours à 15°C dans le cas de Chelonus rufus LYLE (Hym. Braconidae) (SUBA et al., 1961).

SKOBLO (1941) observe pour Bracon brevicornis WESMAEL (Hym. Braconidae), les durées suivantes : 1 jour à 30° ; 1,8 jours à 23-26° ; 2,6 jours à 17-19° et 8 jours à 14-16°.

Aux températures de 20, 25, 30 et 35° C, les femelles de Macropes excavatus DISTANT (Hemiptera, Lygaeidae) déposent leurs premiers oeufs respectivement au bout de 30,7 ; 17,3 ;

13,9 et 8,9 jours (ATWAL & SINGH, 1971).

Une augmentation de la température de 20 à 30° chez Anopheles pharoensis THEOB (Dip. Culicidae) se traduit par une diminution de la durée de pré-oviposition qui passe de 163,6 à 131,0 heures (GAABOUB & al, 1970).

Les Ooencyrtus ne semblent pas suivre la règle générale précédente puisqu'on observe le même délai de ponte (moins de 24 h.) pour des températures comprises entre 25 et 35°, ce qui ne peut s'expliquer que par le fait que les femelles sont mûres dès leur émergence. Un retard dans la maturation s'observe cependant à basse température (20°), les premiers oeufs n'étant déposés qu'au bout de 2 à 3 jours.

La durée de ponte est également en relation directe avec la température ; elle diminue lorsque la température s'élève. Nous avons cherché, par ailleurs, à savoir si la fécondité était en corrélation avec la longévité d'une part et la durée de ponte d'autre part (tableau 34 et 35).

Le test t de STUDENT n'indique dans l'ensemble aucune corrélation significative entre la fécondité et la longévité. Une corrélation hautement significative se manifeste, par contre, entre la fécondité et la durée de ponte. Il semblerait donc que, pour une température d'élevage donnée, les femelles les plus fécondes soient celles qui pondent le plus longtemps.

- Tableau 34 -

Corrélation (r) entre fécondité (F) et longévité (L) (en jours)

Espèces		O. fecundus				O. nigerrimus				O. telenomicida			
T°		25°		30°		25°		30°		25°		30°	
		F	L	F	L	F	L	F	L	F	L	F	L
Femelles	1	151	20	162	11	82	17	114	14	74	27	51	14
	2	110	17	179	23	94	26	89	17	35	14	43	16
	3	104	25	169	26	81	19	123	22	70	22	39	10
	4	55	22	114	19	56	11	114	14	54	28	92	11
	5	128	18	142	14	107	23	52	10	53	15	20	14
	6	141	31	106	11	105	28	61	18	51	10	41	24
	7	202	33	89	9	66	19	129	17	81	19	22	4
	8	84	9	69	16	58	12	115	18	27	10	61	11
	9	180	21	44	24	80	31	61	11	21	27	9	7
	10	194	28	175	16	67	33	101	24	59	25	84	20
	11	158	23	219	27	114	23	144	20	57	11	91	13
	12	77	31	147	16	79	26	86	17	112	28	56	17
	13	125	22	135	24	67	16	128	17	39	27	43	11
	14	219	27	179	18	57	17	95	19	15	28	68	13
	15	31	20	157	18	133	24	158	24	14	23	97	12
	16	43	16	93	15	94	33	106	20	27	27	80	22
	17	78	33	161	23	15	24	102	18	73	23	39	23
	18	103	18	130	18	151	30	105	14	56	15	21	5
	19	194	22	174	18	82	14	138	21	47	13	53	10
	20	100	30	98	10	15	23	80	20	99	23	19	7
r.		0,296		0,374		0,338		0,556		0,092		0,315	
d.l.l.		18		18		18		18		18		18	
Test t		1,316	NS	1,711	NS	1,525	NS	2,840	NS	0,393	NS	1,369	NS

- Tableau 35 -

Corrélation (r) entre fécondité (F) et durée de ponte (DP) (en jours)

Espèces		O. fecundus				O. nigerrimus				O. telenomicida			
T°		25°		30°		25°		30°		25°		30°	
		F	DP	F	DP	F	DP	F	DP	F	DP	F	DP
Femelles	1	151	20	162	11	82	16	114	14	74	12	19	5
	2	110	16	179	19	94	19	89	12	35	8	51	11
	3	104	14	169	16	81	17	123	14	70	18	43	9
	4	55	10	114	15	56	9	114	13	54	13	39	8
	5	128	16	142	13	107	16	52	8	53	10	92	10
	6	141	23	106	9	105	19	61	9	51	9	20	5
	7	202	29	89	8	66	9	129	16	81	16	41	9
	8	84	8	69	13	58	10	115	14	27	8	22	4
	9	180	20	44	7	80	16	61	10	21	7	61	10
	10	194	27	175	15	114	22	101	16	59	14	9	4
	11	158	20	219	19	79	13	144	18	57	10	84	12
	12	77	13	147	15	67	13	86	12	112	20	91	11
	13	125	17	135	14	57	11	128	16	39	9	56	8
	14	219	25	179	17	133	22	95	12	15	6	43	8
	15	31	7	157	15	94	19	158	16	14	7	68	8
	16	43	10	93	12	15	5	106	11	27	9	97	11
	17	78	12	161	18	151	28	102	15	73	19	80	14
	18	103	15	130	14	82	13	105	13	56	12	39	8
	19	194	21	170	17	15	5	138	17	47	10	21	4
	20	100	23	98	9	67	15	80	12	99	20	53	8
r.		0,886		0,819		0,950		0,887		0,914		0,855	
d.l.l.		18		18		18		18		18		18	
Test t		8,114	HS	6,063	HS	12,951	HS	8,149	HS	9,557	HS	6,988	HS

La reproduction des insectes est sous le contrôle de mécanismes endocriniens assez complexes. Dans la majorité des cas, l'hormone gonadotrope élaborée par les corpora allata est nécessaire à la croissance des ovocytes aux stades terminaux de leur développement (vitellogenèse) ; elle est sans effets sur la production continue des ovocytes (ovogenèse) au niveau du germarium. Par ailleurs, de nombreuses données expérimentales conduisent à dire que tout facteur déclenchant une libération massive de neurosécrétion au niveau de la pars intercérébralis provoque parallèlement une activation des corpora allata et une augmentation de la concentration protéique sanguine.

En règle générale, l'accouplement est à l'origine de stimuli au niveau des récepteurs sensoriels de l'appareil génital femelle. Ces stimuli sont transmis par la chaîne nerveuse ventrale jusqu'au cerveau où ils provoquent une libération massive de neurosécrétion. Chez certains insectes, cependant, l'excitation est sous la dépendance d'une substance libérée par le mâle. C'est ainsi qu'on a pu isoler à partir des testicules et glandes accessoires des mâles de Locusta un corps huileux, qui, en injection dans le corps de la femelle, provoque le même effet que l'accouplement. LADDUWAHETTY (1962) cite également le cas des femelles de Dermestes maculatus DE GEER (Col. Dermestidae) dont l'oviposition est stimulée par une substance contenue dans la spermathèque remplie de spermatozoïdes actifs.

Selon EIDMANN (in ROCKSTEIN, 1964), les femelles vierges de Lépidoptères forment le même nombre d'oeufs que les femelles accouplées, mais elles n'en déposent qu'une partie.

Chez de nombreux Hyménoptères l'imprégnation spermatique provoque soit une stimulation de l'oviposition soit une augmentation sensible de l'ovogenèse.

Les deux cas sont illustrés par BROUSSAL (1966) avec

Aphidius rapae CURT (Hym. Aphidiidae), espèce pro-ovogenique dont les femelles vierges sont souvent incapables de déposer le stock d'oeufs dont elles disposent à l'émergence et Asaphes vulgaris WLK. (Hym. Pteromalidae), espèce synovogenique dépourvue d'oeufs mûrs à l'émergence et pour laquelle l'accouplement agit sur l'ovogenèse.

LABEYRIE (1959) trouve une différence hautement significative entre les fécondités moyennes des femelles vierges et fécondées de Diadromus pulchellus WSM (Hym. Ichneumonidae), le nombre d'oeufs pondus par ces dernières étant constamment supérieur à celui pondu par les femelles vierges.

BRENIERE (1965) indique également que les femelles vierges de Trichogramma australicum GIR. en élevage massal présentent une productivité inférieure à celle des femelles fécondées. Quelques rares espèces semblent cependant faire exception à la règle précédente. C'est ainsi que l'accouplement n'a aucun effet sur la fécondité de Mormoniella vitripennis WALKER (Hym. Pteromalidae), les femelles fécondées produisant à peu près le même nombre d'oeufs que les femelles parthénogenétiques (MOURSI, 1946). Il en est de même pour les femelles de Trichogramma minutum RILEY (PETERSON, 1930), et de Charips ancylovora CAM. (Hym. Charipidae) (BROUSSAL, 1966).

Les Ooencyrtus rentrent aussi dans cette catégorie, la fécondité des femelles vierges étant identique à celle des femelles fécondées.

SCHULZE (1926) et LUND (1938) citent même le cas singulier de Trichogramma evanescens WESTWOOD dont les femelles vierges présentent une fécondité supérieure à celle des femelles fécondées. La baisse de fécondité enregistrée dans ce dernier cas n'est pas dûe à l'accouplement mais à la présence d'un autre individu puisque le même résultat est obtenu en remplaçant le mâle par une autre femelle.

III - INFLUENCE DE LA PHOTOPERIODE SUR LA FECONDITE

Chez de nombreux insectes l'activité de ponte journalière est sous la dépendance étroite dela photopériode. C'est ainsi que Culex tarsalis COQUILLETT (Dip. Culicidae) ne dépose ses oeufs que dans les premières heures qui suivent le début de la phase obscure et de la phase lumineuse (HARWOOD & TAKATA, 1965). Sous des conditions d'éclairement continu, la ponte se trouve fortement réduite. MINIS (1965) cite également le cas de Pectinophora gossypiella SAUNDERS (Lep. Gelechiidae) dont la ponte débute au crépuscule, atteint un maximum 2h 1/2 après la tombée de la nuit, pour s'arrêter complètement au bout de 7 heures d'obscurité.

Etudiant l'action des facteurs périodiques aux différents stades de l'ontogenèse sur l'état ovarien à l'éclosion chez Acrolepia assectella ZELLER (Lep. Plutellidae), MEUDEC (1966) constate que le régime d'éclairement n'influe pas sur le nombre de cellules reproductrices observées mais agit sur la différenciation de ces cellules et leur descente dans les oviductes.

SANBURG & LARSEN (1973) remarquent que la taille des ovaires de Culex pipiens pipiens L. (Dip. Culicidae) est fonction de la photopériode ; elle passe de 0,047 mm à 0,070 mm lorsque la durée de la phase lumineuse est portée de 10, 11 ou 12 heures à 13, 14 ou 15 heures.

Pour étudier le rythme d'oviposition journalier des Ooencyrtus, nous avons soumis dix femelles vierges et nourries de chacune des trois espèces à une photopériode de 12 h / 12 h et procédé au décompte régulier (à 8 h et 20 h) du nombre d'oeufs déposés respectivement durant la phase obscure (PO) et la phase lumineuse (PL).

Les résultats obtenus à une température de 25°C et une humidité relative de 60 % figurent au tableau 36.

- Tableau 36 -

Répartition de la ponte des Ooencyrtus sous une photopériode de 12 h / 12 h.

PL = Phase lumineuse ; PO = Phase obscure

Espèces		O. fecundus		O. nigerrimus		O. telenomicida	
Phases		PL	PO	PL	PO	PL	PO
Femelles	1	141	17	98	16	42	15
	2	70	7	67	12	59	14
	3	114	11	58	9	39	17
	4	197	22	51	6	39	8
	5	77	35	108	25	74	25
	6	100	36	68	26	51	23
	7	68	10	67	14	75	6
	8	102	1	138	13	55	15
	9	80	23	75	7	45	8
	10	94	6	60	9	45	14
Total		1043	168	790	137	524	145
Effectif		10	10	10	10	10	10
Moyenne		104,30	16,80	79,00	13,70	52,40	14,50

Ainsi les femelles vierges des trois espèces d'Ooencyrtus ont pondu respectivement :

. 104,30 oeufs, 79,00 oeufs et 52,40 oeufs en moyenne durant la phase éclairée,

. 16,80 oeufs, 13,70 oeufs et 14,50 oeufs en moyenne durant la phase obscure.

Soit une différence moyenne respective de 87,50 ; 55,30 et 37,90 qui est suffisamment importante pour ne pas exiger d'analyse statistique.

Ces résultats montrent que l'activité de ponte des Ooencyrtus se localise principalement durant la phase lumineuse. On peut donc se demander si la fécondité de ces espèces n'est pas fonction de la longueur du jour.

Pour répondre à cette question, nous avons conçu l'expérience suivante :

Pour chaque espèce, trois lots de 5 femelles vierges et nourries ont été élevés respectivement sous des photopériodes de 10h/14h, 16h/8h et 14h/10h. Ces photopériodes ont été choisies comme correspondant à peu près à la durée du jour au début du printemps, de l'été et de l'automne. Les élevages furent conduits à 25°C et 60 % d'humidité relative, dans des cages en bois munies de tubes fluorescents type "lumière du jour". Tous les comptages ont été effectués durant la phase éclairée.

Dans le but de voir si la réponse à la photopériode est identique pour les différentes générations annuelles, l'expérience a été effectuée successivement avec des individus appartenant aux générations printanières, estivales et automnales.

A) Cas de O. fecundus.

Les résultats sont rassemblés dans le tableau 37.

- Tableau 37 -

Influence de la photopériode (PH) sur la fécondité (en log x) de O. fecundus.

Gén.		G_1			G_5			G_8		
PH		10/14	14/10	16/8	10/14	14/10	16/8	10/14	14/10	16/8
Femelles	1	1,756	1,568	1,748	1,580	1,681	1,778	2,079	2,090	2,025
	2	2,021	1,690	1,839	1,690	1,681	2,049	2,086	2,124	2,233
	3	2,045	1,903	1,869	2,025	1,832	2,090	2,167	2,158	2,310
	4	2,193	1,973	2,021	2,137	1,898	2,090	2,245	2,193	2,354
	5	2,201	2,146	2,318	2,235	2,201	2,258	2,464	2,373	2,431
Total		10,217	9,281	9,795	9,667	9,294	10,265	11,042	10,938	11,353
Effectif		5	5	5	5	5	5	5	5	5
Moyenne		2,043	1,856	1,959	1,933	1,859	2,053	2,208	2,188	2,271
Variance		0,033	0,053	0,050	0,081	0,046	0,030	0,025	0,012	0,024

Les femelles de la première génération printanière pondent :

117,60 oeufs en moyenne sous 10 heures d'éclairement,
80,00 oeufs en moyenne sous 14 heures d'éclairement,
102,40 oeufs en moyenne sous 16 heures d'éclairement.

La comparaison statistique de ces moyennes à l'aide du test F de SNEDECOR n'indique pas de différence significative (F calculé = 0,976 ; F 0,05 = 3,89).

Les femelles estivales (génération G_5) pondent :

100,40 oeufs en moyenne sous 10 heures d'éclairement,
80,40 oeufs en moyenne sous 14 heures d'éclairement,
119,80 oeufs en moyenne sous 16 heures d'éclairement.

L'analyse statistique ne révèle aucune différence significative entre ces moyennes (F calculé = 0,916 ; F 0,05 = 3,89).

Les femelles automnales (génération G_8) pondent :

171,20 oeufs en moyenne sous 10 heures d'éclairement,
158,40 oeufs en moyenne sous 14 heures d'éclairement,
195,40 oeufs en moyenne sous 16 heures d'éclairement.

Ces moyennes ne sont pas significativement différentes au seuil 5 % (F calculé = 0,458 ; F 0,05 = 3,89).

L'augmentation de la durée du jour n'a donc aucun effet significatif sur la fécondité de O. fecundus.

B) Cas de O. nigerrimus :

Nous avons étudié, comme précédemment, l'influence des trois photopériodes de 10 h/14h, 14h/10h et 16h/ 8h sur la fécondité des femelles printanières, estivales et automnales. Les résultats sont les suivants (tableau 38) :

- Tableau 38 -

Influence de la photopériode (PH) sur la fécondité (en log x) de O. nigerrimus.

Espèces		G_1			G_5			G_8		
PH		10/14	14/10	16/8	10/14	14/10	16/8	10/14	14/10	16/8
Femelles	1	1,322	1,431	1,491	1,342	1,531	1,707	1,869	1,748	1,819
	2	1,431	1,518	1,663	1,447	1,785	1,813	1,964	2,029	2,079
	3	1,544	1,716	1,672	1,732	1,851	1,875	2,033	2,068	2,127
	4	1,681	1,748	1,699	1,732	1,886	1,945	2,097	2,110	2,215
	5	1,716	1,785	1,785	1,968	2,029	1,959	2,215	2,187	2,248
Total		7,695	8,199	8,310	8,223	9,084	9,299	10,178	10,144	10,488
Effectif		5	5	5	5	5	5	5	5	5
Moyenne		1,539	1,640	1,662	1,644	1,817	1,860	2,036	2,029	2,098
Variance		0,027	0,024	0,011	0,063	0,033	0,010	0,077	0,028	0,029

Les 10 femelles de la première génération printanière pondent :

36,00 oeufs en moyenne sous 10 heures d'éclairement,
45,80 oeufs en moyenne sous 14 heures d'éclairement,
47,00 oeufs en moyenne sous 16 heures d'éclairement.

Le test F indique une équivalence entre ces trois moyennes (F calculé = 1,022 ; F 0,05 = 3,89).

Les femelles estivales pondent :

50,20 oeufs en moyenne sous 10 heures d'éclairement,
70,00 oeufs en moyenne sous 14 heures d'éclairement,
74,00 oeufs en moyenne sous 16 heures d'éclairement,

L'analyse statistique ne décèle aucune différence significative entre ces moyennes (F calculé = 1,823 ; F 0,05 = 3,89).

Les femelles automnales pondent :

112,60 oeufs en moyenne s ous 10 heures d'éclairement,
112,60 oeufs en moyenne sous 14 heures d'éclairement,
132,20 oeufs en moyenne sous 16 heures d'éclairement.

Les moyennes ainsi obtenues ne sont pas significativement différentes (F calculé = 0,025 ; F 0,05 = 3,89).

Quel que soit le temps d'éclairement, le nombre d'oeufs pondus par les femelles de O. nigerrimus reste donc inchangé.

C) Cas de O. telenomicida.

Les fécondités des femelles printanières, estivales et automnales aux trois photopériodes testées ont été les suivantes (tableau 39).

- Tableau 39 -

Influence de la photopériode (PH) sur la fécondité (en log x) de O. telenomicida.

Gén.		G_1			G_5			G_8		
PH		10/14	14/10	16/8	10/14	14/10	16/8	10/14	14/10	16/8
Femelles	1	1,623	1,763	1,663	1,580	1,672	1,380	1,813	1,908	1,924
	2	1,763	1,778	1,672	1,591	1,690	1,477	1,892	2,049	1,964
	3	1,785	1,832	1,763	1,602	1,806	1,633	1,959	2,033	2,025
	4	1,914	1,898	1,771	1,886	1,813	1,653	2,029	2,110	2,083
	5	1,939	1,982	1,813	1,978	1,875	1,799	2,041	2,117	2,167
Total		9,025	9,254	8,682	8,637	8,856	7,943	9,735	10,219	10,163
Effectif		5	5	5	5	5	5	5	5	5
Moyenne		1,805	1,851	1,736	1,727	1,771	1,589	1,947	2,044	2,033
Variance		0,016	0,008	0,004	0,036	0,007	0,026	0,009	0,007	0,009

Les femelles de la première génération printanière pondent :

66,00 oeufs en moyenne sous 10 heures d'éclairement,
72,20 oeufs en moyenne sous 14 heures d'éclairement,
55,00 oeufs en moyenne sous 16 heures d'éclairement.

Ces résultats ne sont pas significativement différents entre eux (F calculé = 1,727 ; F 0,05 = 3,89).

Les femelles estivales pondent :

57,80 oeufs en moyenne sous 10 heures d'éclairement,
60,00 oeufs en moyenne sous 14 heures d'éclairement,
41,00 oeufs en moyenne sous 16 heures d'éclairement.

Les écarts entre ces moyennes ne revètent pas une signification probante (F calculé = 1,943 ; F 0,05 = 3,89).

Les femelles automnales pondent :

90,20 oeufs en moyenne sous 10 heures d'éclairement,
112,20 oeufs en moyenne sous 14 heures d'éclairement,
110,00 oeufs en moyenne sous 16 heures d'éclairement.

L'analyse statistique ne révèle encore aucune différence significative (F calculé = 1,646 ; F 0,05 = 3,89).

Comme pour les espèces précédentes, O. telenomicida présente la même fécondité quelle que soit la durée d'éclairement.

D) Discussion et conclusions.

L'étude que nous venons d'effectuer permet d'affirmer que la fécondité de O. fecundus, O. nigerrimus et O. telenomicida est une faculté inhérente totalement indépendante de la photopériode. Il est probable, cependant, que dans des conditions naturelles la durée du jour puisse indirectement agir sur la fécondité en multipliant ou réduisant les chances de découverte de l'hôte.

Les différents essais concernant l'influence de la photopériode sur les générations printanières, estivales et automnales ayant été réalisés dans des conditions identiques de température et d'humidité relative, nous avons jugé utile de voir si ces différentes générations ne présentaient pas les mêmes potentialités reproductrices. Pour ce faire, nous avons plus particulièrement comparé la fécondité de la première génération printanière dont le développement préimaginal s'est effectué en hiver à celle de la génération G_8 dont le développement préimaginal s'est déroulé en été. Les résultats, après transformation logarithmique, sont consignés dans le tableau 40.

- Tableau 40 -

Potentiel reproducteur des générations G_1 et G_8.

Espèces		O. fecundus		O. nigerrimus		O. telenomicida	
Gén.		G_1	G_8	G_1	G_8	G_1	G_8
Femelles	1	1,568	2,025	1,322	1,748	1,623	1,813
	2	1,690	2,079	1,431	1,819	1,663	1,892
	3	1,748	2,086	1,431	1,869	1,672	1,908
	4	1,756	2,090	1,491	1,964	1,763	1,924
	5	1,839	2,124	1,518	2,029	1,763	1,959
	6	1,869	2,158	1,544	2,033	1,763	1,964
	7	1,903	2,167	1,663	2,068	1,771	2,025
	8	1,973	2,193	1,672	2,079	1,778	2,029
	9	2,021	2,233	1,681	2,097	1,785	2,033
	10	2,021	2,245	1,699	2,110	1,813	2,041
	11	2,045	2,310	1,716	2,127	1,832	2,049
	12	2,146	2,354	1,716	2,187	1,898	2,083
	13	2,193	2,373	1,748	2,215	1,914	2,110
	14	2,201	2,431	1,785	2,215	1,939	2,117
	15	2,318	2,464	1,785	2,248	1,982	2,167
Total		29,293	33,334	24,205	30,811	26,961	30,117
Effectif		15	15	15	15	15	15
Moyenne		1,953	2,222	1,614	2,054	1,797	2,008
Variance		0,045	0,019	0,021	0,022	0,010	0,009

Dans le cas de O. fecundus, les femelles de première génération ont pondu en moyenne 100,00 oeufs contre 175,00 oeufs pour la huitième génération, soit une différence de 75,00 oeufs qui est hautement significative (F calculé = 17,083 ; F 0,01 = 7,64).

La fécondité moyenne de O. nigerrimus est passée de 43,13 oeufs à la première génération à 119,13 oeufs à la huitième génération, soit une différence de 76,00 oeufs qui est hautement significative (F calculé = 67,195 ; F 0,01 = 7,64).

Les femelles printanières et automnales de O. telenomicida ont pondu respectivement 64,40 oeufs et 104,13 oeufs en moyenne, soit une différence de 39,73 oeufs qui est hautement significative (F calculé = 33,35 ; F 0,01 = 7,64).

Les femelles de la première génération printanière ont donc manifesté dans tous les cas une fécondité moins importante que celle des femelles de la huitième génération, placées dans des conditions identiques. La baisse de fécondité enregistrée chez les femelles de début du printemps serait en rapport avec les basses températures hivernales subies durant la période préimaginale. Ce résultat est à rapprocher de ce qui a été trouvé précédemment concernant l'influence de la température de développement préimaginal sur la fécondité.

Dans son étude sur le complexe parasitaire de Brevicoryne brassicae L. (Homoptère - Aphididae), BROUSSAL (1966) aboutit aux mêmes conclusions avec Aphidius rapae CURT (Hym. Aphidiidae) et voit dans l'état de pseudo-quiescence subies par les femelles durant la période hivernale "un effet de fatigue physiologique sinon même un état pathologique ayant des répercussions particulièrement sensibles sur la fécondité des individus qui arrivent à survivre". Inversement, il constate que l'hibernation induit une augmentation considérable du potentiel reproducteur chez les femelles de Charips ancylovera CAM. (Hym. Charipidae), alors qu'elle reste sans effet sur Asaphes vulgaris WLK et Pachyneuron minutissimum F (Hym. Ptero-

malidae).

L'hivernation des Ooencyrtus pouvant se réaliser aussi bien à l'état préimaginal qu'à l'état imaginal, il était intéressant de voir si les femelles hivernantes étaient également affectées dans leur potentiel reproducteur. Deux femelles hivernantes de O. nigerrimus trouvées à Aïn Taoujtat ont été placées à 25° et 60 % d'humidité relative. Ces deux femelles, régulièrement pourvues en eau et nourries, ont pondu au total 158 oeufs soit une moyenne de 79,00 oeufs par femelle qui est nettement inférieure à la moyenne de 119,13 oeufs trouvée précédemment pour la huitième génération. Il semblerait donc que le stade imaginal soit également influencé par les basses températures hivernales qui exerceraient encore un effet dépressif sur le potentiel reproducteur des femelles.

IV - INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES SUR LA FECONDITE.

Pour étudier les fluctuations de la ponte des Ooencyrtus en fonction des facteurs climatiques, nous avons entrepris, de Décembre 1971 à Mai 1974, un élevage des trois espèces étudiées dans des conditions naturelles. A chaque génération, cinq couples par espèce étaient prélevés et laissés à l'extérieur sous un abri sommaire constitué de roseaux. Ces couples, élevés isolément, étaient quotidiennement pourvus en eau et en pontes d'Aelia. Tous les jours, nous procédions au décompte des oeufs déposés par chaque femelle. Un thermohygromètre placé sous le même abri que précédemment nous permettait de suivre les variations journalières de la température et de l'hygrométrie ambiantes. Le tableau 41 indique pour l'année 1973, la fécondité moyenne des femelles de chaque génération ainsi que les températures moyennes correspondant aux différentes périodes d'oviposition.

- Tableau 41 -

Fécondité moyenne (F) des Ooencyrtus, par génération, en fonction de la température moyenne (T)

Gén.	O. fecundus		O. nigerrimus		O. telenomicida	
	F	T°	F	T°	F	T°
F_1	58,40	18,9°C	58,80	22,0°C	64,60	16,6°
F_2	102,00	21,3°C	97,00	19,9°C	93,00	20,2°C
F_3	82,00	23,1°C	99,40	23,0°C	44,40	24,1°C
F_4	62,80	25,3°C	91,60	23,4°C	61,40	23,4°C
F_5	75,40	26,4°C	49,80	26,3°C	34,60	26,8°C
F_6	47,60	26,8°C	72,00	27,9°C	28,00	26,9°C
F_7	145,60	19,6°C	123,00	22,1°C	33,60	20,0°C
F_8	158,80	20,7°C	108,20	18,3°C	64,20	17,7°C
F_9	111,20	14,3°C	97,20	14,6°C	71,40	17,4°C
F_{10}	13,20	10,0°C	7,40	10,2°C	9,60	10,2°C

Un point important ressort de l'examen du tableau précédent et des graphiques de la figure 11. Les fluctuations de la fécondité ne sont pas en rapport constant avec celles de la température moyenne durant la période d'oviposition comme on aurait pu le supposer à priori. C'est ainsi que dans le cas de O. fecundus et O. nigerrimus, la fécondité de la F_7 est plus de deux fois supérieure à celle de la F_1, alors que les températures moyennes sont très voisines. A la F_9, la température moyenne est même nettement inférieure à celle enregistrée lors de la F_1 (14,3°C contre 18,9°C pour O. fecundus et 14,6°C contre 22,0°C pour O. nigerrimus), alors que la fécondité moyenne est bien plus élevée (111,20 oeufs contre 58,40 oeufs pour O. fecun-

dus et 97,20 oeufs contre 58,80 oeufs pour O. nigerrimus). Il semblerait donc que les différences d'effectifs d'oeufs pondus par génération ne soient pas en liaison exclusive avec la température moyenne durant la période d'oviposition, mais que d'autres facteurs puissent également intervenir. L'un de ces facteurs pourrait être la température de développement préimaginal comme nous avons pu le démontrer au début de ce chapitre. La faible fécondité de la F_1 serait alors en rapport avec les mauvaises conditions hivernales subies par les stades préimaginaux, tandis que la fécondité élevée des générations F_7, F_8 et F_9 résulterait d'un développement larvaire et nymphal effectué dans des conditions optimales. Ces conditions optimales étant réalisées, on constate alors que la fécondité des adultes devient en liaison directe avec la température à laquelle ils sont soumis comme il est possible de le remarquer pour les générations F_7, F_8, F_9 et F_{10}.

Le cas de O. telenomicida est toutefois un peu plus compliqué en raison de la forte sensibilité de cette espèce aux températures élevées, même de courte durée, qui expliquerait notamment la faible fécondité de la F_7 malgré une température moyenne proche des 20°C.

En ce qui concerne les générations F_4, F_5 et F_6, il semble difficile de pouvoir établir une relation de cause à effet entre la fécondité et la température en raison d'une mortalité souvent prématurée due au chergui (vent chaud et sec d'origine saharienne).

La faible fécondité de la F_3 par rapport à la F_2, malgré une température moyenne plus élevée, pourrait être attribuée aux quelques journées particulièrement chaudes du mois de mai 1973 qui ont eu un effet néfaste sur la ponte des Ooencyrtus.

VARIATION DE LA FECONDITE DES OOENCYRTUS SELON LA GENERATION

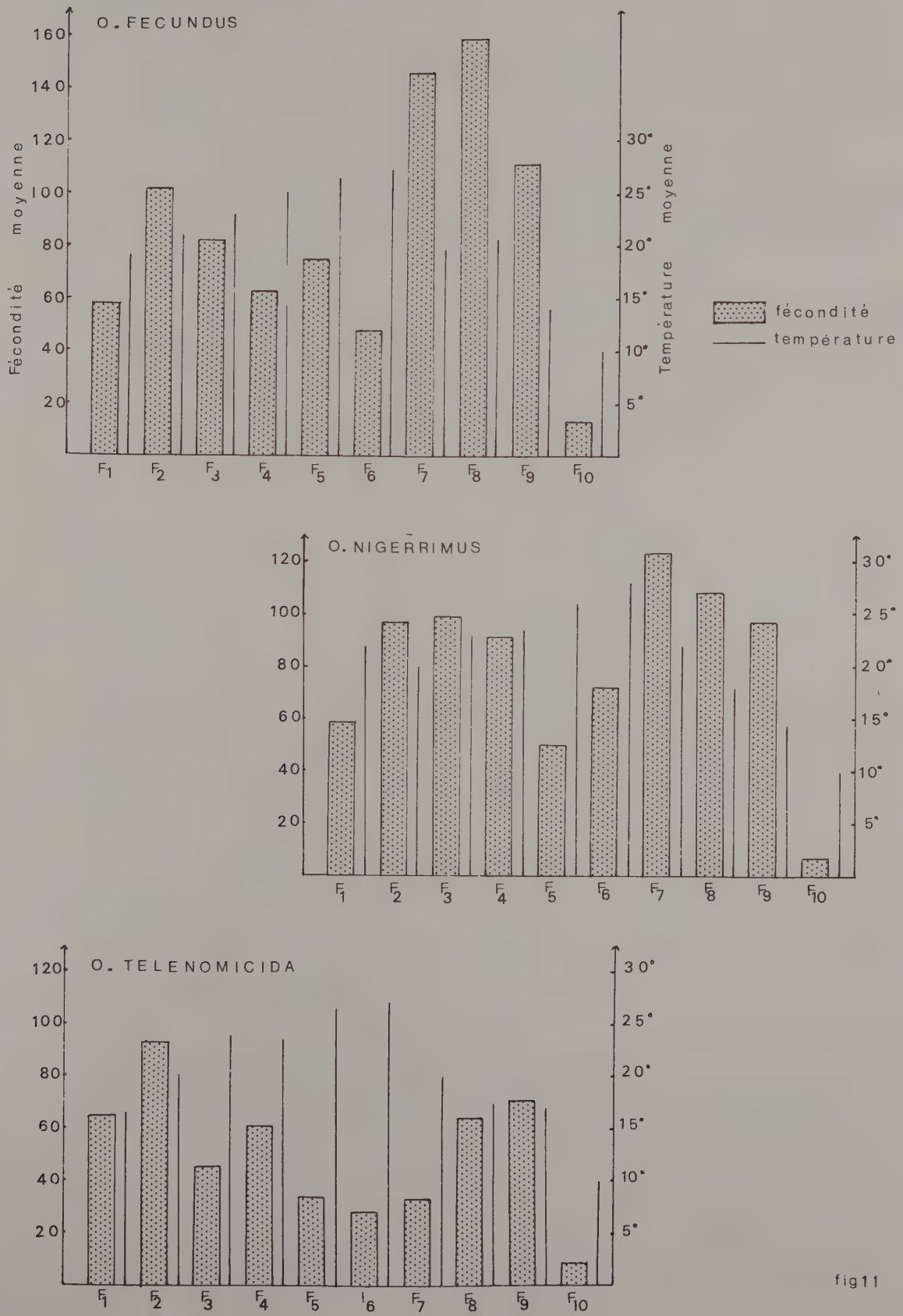


fig11

V) INFLUENCE DE L'ALIMENTATION SUR LA FECONDITE.

De nombreux travaux ont été consacrés au rôle des facteurs nutritionnels sur la reproduction et la fécondité des insectes (DOTEN, 1911 ; HOUSE, 1958 ; HURPIN, 1962 ; Biliotti, 1963). JOHANSSON (1964) cite de nombreux exemples montrant l'action de la nutrition sur différents paramètres influençant la fécondité (nombre d'ovarioles, dépôt de vitellus, durée de la période de ponte, activité des glandes annexes, etc.)

On s'aperçoit souvent que des différences minimes dans la nature de l'aliment peuvent avoir des répercussions importantes au niveau du potentiel biotique de l'individu. C'est ainsi que dans le cas de l'abeille, suivant qu'une larve reçoit ou non de la gelée royale, elle se transformera en reine féconde ou en ouvrière stérile.

Selon le type d'évolution des gonades, l'influence des facteurs alimentaires peut se manifester soit pendant la vie larvaire, soit pendant la vie imaginale. Les espèces se répartissent, en effet, en deux catégories :

1) Les espèces autogènes (ENGELMANN, 1970) pour lesquelles les matériaux utilisés pendant la vitellogenèse sont accumulés durant le développement larvaire. La capacité reproductrice de telles espèces sera donc fonction essentiellement des conditions de vie larvaire.

2) Les espèces anautogènes dont les ovaires sont peu développés au moment de l'émergence et qui exigent une période d'alimentation plus ou moins longue avant de commencer à pondre. La fécondité de ces espèces dépendra donc surtout de la nourriture consommée par l'adulte.

Il existe, cependant, quelques espèces intermédiaires pour lesquelles le potentiel reproducteur est influencé à la fois par les conditions trophiques larvaires et imaginales.

Les études faites sur de nombreuses espèces appartenant à différents ordres font apparaître que toutes les nourritures acceptées n'ont pas une valeur identique pour la reproduction. HODEK (1962) distingue :

. les nourritures essentielles qui permettent le développement et la reproduction.

. les nourritures alternatives ou de remplacement qui servent uniquement de source d'énergie.

. les nourritures complémentaires qui, ajoutées aux essentielles, stimulent la reproduction et la ponte.

Les hydrates de carbone semblent faire partie de la deuxième catégorie, leur influence éventuelle sur l'ovogenèse et la fécondité n'étant que le résultat du rôle qu'ils exercent dans le métabolisme général de l'insecte. Selon le niveau de ce métabolisme, les besoins en glucides peuvent être d'ailleurs plus ou moins importants comme le montre le travail de HECHT (1933) sur Anopheles maculipennis MEIG qui indique que l'effet bénéfique des hydrates de carbone sur la reproduction de cette espèce n'est significatif qu'aux températures suboptimales et ne se manifeste guère aux températures optimales.

L'action des hydrates de carbone est surtout manifeste dans le cas des espèces autogènes pour lesquelles nous citerons quelques exemples : le nombre d'oeufs déposés par Laspeyresia molesta BUSK (Lep. Tortricidae) est plus élevé si l'adulte prend des repas d'eau sucrée (SWINGLE, 1928) ; il en est de même pour Pectinophora gossypiella SAUNDERS (Lep. Gelechiidae) pour lequel les femelles pondent deux fois plus d'oeufs lorsqu'elles disposent de solutions sucrées qu'en présence d'eau pure (LUKEFAHR, 1956 ; in HURPIN, 1962).

Chez Phryxe caudata RONDANI (Dip. Tachinidae), une nourriture exclusivement glucidique composée de saccharose et d'eau permet d'assurer une fécondité normale de l'ordre de 200 à 300 oeufs (BILIOTTI, 1963). Ce même disaccharide semble indispensable à la reproduction de nombreux pucerons (MITTLER & DADD,

1963, 1965).

Tous les sucres n'ont pas le même effet sur la fécondité. Par rapport au fructose, au glucose et au maltose, le sucrose est celui qui augmente le plus la fécondité de Sphaerophoria scutellaris FABR. (Dip. Syrphidae) (LAL & HAQUE, 1955).

Le glucose est plus favorable à la fécondité d'Opius concolor SZEPL. (Hym. Braconidae) que le lèvulose (STAVRAKI & PAULOPOULOU, 1966).

Certains sucres peuvent même avoir un effet dépressif sur la fécondité : les graines de haricot (Phaseolus vulgaris L.) renferment un hétéropolysaccharide dont l'hydrolyse acide libère du glucose, du galactose, du xylose, de l'arabinose et des traces de rhamnose, ces sucres simples s'étant révélés exercer une action défavorable sur le développement (arabinose, rhamnose) et la fécondité (galactose, xylose, arabinose) de Callosobruchus chinensis L. (Coleoptera : Bruchidae) (APPLEBAUM & al, 1970).

Chez de nombreuses espèces, il semblerait que les matières azotées exercent un rôle prédominant sur la fécondité des adultes.

Parmi les phytophages, nous citerons le cas de Ceratitis capitata WIED qui doit passer obligatoirement par une période d'alimentation protidique avant de commencer à pondre (HANNA, 1938, 1947), d'où la technique de lutte préconisée par STEINER (1952) qui consiste à pulvériser sur les arbres un appât attractif constitué d'hydrolysats de protéines mélangés à un insecticide d'ingestion.

Chez les hématophages, GREENBERG (1951) a montré que la fécondité d'Aedes aegypti L. était fonction de la nature des protéines mises à la disposition des femelles. Par la suite, DIMOND & al (1956) ont établi que ces mêmes femelles nécessitaient la présence dans leur milieu d'élevage de 8 acides aminés: arginine, leucine, isoleucine, lysine, phenylalanine, thréonine,

tryptophane et valine. Ces acides aminés se sont révélés en effet indispensables à l'ovogenèse, la ponte restant nulle quand un seul d'entre eux est absent. L'absence d'histidine, de cystine ou de méthionine réduit considérablement le taux de croissance ovarienne, alors que celle d'alanine, d'acide aspartique, de glycine, de sérine ou de tyrosine est sans effet. de proline,

De nombreux entomophages nécessitent une consommation de protéines pour assurer normalement leur reproduction. C'est ainsi que chez certains prédateurs de Pucerons, tels que Coccinella septempunctata L. (SUNDBY, 1968), Chrysopa perla L. (PHILIPPE, 1972) et Eumicromus angulatus STEPH. (MIERMONT, 1973), la reproduction est impossible si l'adulte ne consomme pas de protéines d'origine animale. Il en est de même pour de nombreux parasites Chalcidiens, Braconides, Pteromalides et Ichneumonides qui ont l'habitude d'absorber les gouttelettes d'hémolymphe ou de vitellus qui apparaissent à la surface de l'hôte après introduction de la tarière. Très souvent, en effet, la femelle n'est capable de pondre que si elle a eu la possibilité de s'alimenter au préalable aux dépens de l'hôte comme c'est le cas pour Hapobracon brevicornis WESM (GENIEYS, 1925), Exeristes roborator F (FOX, 1927), Dibrachoides dynastes FOERST (SMITH, 1930) et Metaphycus helvolus COMP. (FLANDERS, 1942).

Etudiant des femelles de Nasonia vitripennis WLKR. nourries exclusivement à l'aide d'hydrates de carbone, EDWARDS (1954) met en évidence des phénomènes de résorption d'oeufs qui cessent dès que la femelle peut satisfaire ses besoins protéiniques en prélevant l'hémolymphe de l'hôte.

La composition de l'hémolymphe des insectes étant variable d'une espèce à l'autre (WYATT & al, 1956 ; WYATT, 1961), il faut s'attendre à ce que la fécondité d'un parasite polyphage soit influencée par la nature de l'hôte dont il dispose.

Travaillant dans ce sens, LEIUS (1962) a pu obtenir une fécondité croissante avec des femelles de Scambus buolianae

HTG., (Hymenoptera : Ichneumonidae) mises en présence respectivement des hôtes suivants : Euxoa ochrogaster GUEN., Malacosoma americanum F., Choristoneura fumiferana CLEMENS, Rhyacionia buoliana DEN & SCHIFF, Galleria mellonella L. et Archips cerasivoranus L.

Une succession de régimes glucidiques et protidiques, en rapport avec l'activité cyclique des ovaires, a pu être mise en évidence chez certaines espèces. C'est ainsi que les femelles de Pegomyia betae CURTIS (Dip. Muscidae) possèdent, à leur éclosion, une petite quantité de réserves protidiques leur permettant de déposer les oeufs correspondant au premier cycle ovarien avec des glucides comme seule nourriture ; un apport de protéines s'avère cependant nécessaire ultérieurement pour déclencher une nouvelle phase de la vitellogenèse (MISSONNIER & SIMON, 1964 ; MISSONNIER & STENGEL, 1966).

Dans le cas de Calliphora erythrocephala MEIGEN, les protides sont surtout consommés au moment de la formation des follicules, alors que les sucres sont préférés pendant la vitellogenèse (STRONGWAY & DISCON, 1961).

Les femelles d'Itoplectis conquisitor SAY (Hym. Ichneumonidae) ne prennent aucune nourriture le jour de leur émergence, passent ensuite par une période d'alimentation glucidique avant de commencer à absorber les fluides de l'hôte, tout en continuant à consommer des glucides d'origine végétale (LEIUS, 1961).

Chez les Pteromalides Dibrachoides, Peridesmia, Spintherus et Eutelus, le besoin en protéines ne se fait sentir qu'au moment de l'ovogenèse et de la maturation des oeufs ; en dehors de cette période, les parasites semblent préférer une alimentation à base d'hydrates de carbone (FLANDERS, 1935).

L'influence des lipides sur la fécondité a été peu étudiée.

PEPPER & HASTINGS (1943) ont montré la nécessité de la présence d'acide linoleique dans la plante-hôte pour assurer

une fécondité normale chez Loxostege sticticalis L.

Les lipides semblent également jouer un rôle actif dans la reproduction de Macrosiphum pisi KALT (BARKER, 1952).

GRISON (1958) a trouvé une relation entre le taux de lécithine dans les feuilles de Solanum tuberosum L.et la fécondité de Leptinotarsa decemlineata SAY.

Selon cet auteur, "l'exigence de l'organisme de L. decemlineata en lipides phosphatidiques s'expliquerait par le rôle de ceux-ci dans le transfert et l'utilisation des glycérides énergétiques, assuré peut-être sous contrôle endocrinien, sans que soit exclue la mobilisation d'une partie des lécithines par la fonction reproductrice et spécialement par la vitellogenèse".

Les besoins en vitamines varient d'une espèce à l'autre.

SINGH & BROWN (1957) obtiennent une fécondité normale avec des femelles d'Aedes aegypti L., élevées sur un milieu synthétique dépourvu de vitamines, tandis que RASSO & FRAENKEL (1954) notent une accélération de l'ovogenèse lorsqu'on ajoute des vitamines du groupe B au milieu d'élevage de Phormia regina MEIGEN.

La vitamine E semble nécessaire à la reproduction de la mouche Agria affinis L. (HOUSE, 1966 ; in DAVID, 1967).

La thiamine, la riboflavine, l'acide pantothénique, la pyridoxine et l'acide folique paraissent également indispensables au développement normal des ovaires de Drosophila melanogaster MEIGEN (SANG & KING, 1961 ; in ROCKSTEIN, 1965).

FINLAYSON & FINLAYSON (1957) constatent par ailleurs que les femelles d'Aptesis basizonia GRAV. (Hym. Ichneumonidae) nourries avec du miel sont plus fécondes que celles nourries avec du raisin, et attribuent cette différence à une substance

semblable à la vitamine B_{12} contenue dans le miel. Il semble donc que certaines femelles n'aient pas besoin de vitamines pour assurer leur reproduction, alors que d'autres espèces exigeraient certaines vitamines.

Les sels minéraux paraissent exercer une effet favorable sur la reproduction de nombreuses espèces. C'est ainsi que l'addition d'un mélange de sels au milieu d'élevage d'Aedes aegypti L. permet d'accroître sa fécondité (DIMOND & al, 1955).

Le phosphate de potassium permet également d'accélélérer l'ovogenèse chez Phormia regina MEIGEN (RASSO & FRAENKEL, 1954).

Selon DE BOISSEZON (1933), le fer serait indispensable à la reproduction de Culex pipiens L.

Une publication récente de HARREWIJN (1970) consacrée aux relations entre la nutrition minérale de la Pomme de terre et le potentiel reproducteur de Myzus persicae SULZ., indique que le rapport K/Mg dans les solutions nutritives n'a pas une influence significative sur la fécondité des pucerons.

Pour voir l'influence de l'alimentation sur la ponte des Ooencyrtus nous avons soumis des femelles fraîchement éclo-ses aux trois régimes suivants :

1. Agar agar (0,5 g) + miel (20 cc) + eau (50 cc)
2. Agar agar (0,5 g) + saccharose (20 g) + eau (50 cc)
3. Agar agar (0,5 g) + lait écrémé "Régilait" en poudre (10g) + saccharose (5 g) + eau (50 cc).

L'expérience a porté sur 15 femelles de O. fecundus, 10 femelles de O. nigerrimus et 10 femelles de O. telenomicida élevées isolément à 30°C et 60 p. cent d'humidité relative et régulièrement pourvues en eau.

Les différents régimes étaient présentés sous forme de deux gouttelettes déposées sur une bandelette de papier.

Pour évaluer la fécondité des femelles nous avons procédé à un dénombrement quotidien des oeufs insérés dans des pontes d'A. cognata de moins de 24 heures. Les résultats, après transformation logarithmique, figurent dans le tableau 42.

- Tableau 42 -

Influence de l'alimentation sur la fécondité des Ooencyrtus
1 = miel ; 2 = saccharose ; 3 = lait sucré.

Espèces		O. fecundus			O. nigerrimus			O. telenomicida		
Régimes		1	2	3	1	2	3	1	2	3
Femelles	1	2,000	1,716	1,892	1,857	1,690	1,832	1,914	1,785	1,954
	2	2,013	1,763	1,929	1,875	1,699	1,845	1,929	1,792	1,991
	3	2,021	1,763	1,978	1,944	1,724	1,892	1,996	1,806	1,991
	4	2,057	1,806	2,110	1,968	1,756	1,939	2,009	1,839	1,996
	5	2,086	1,819	2,114	1,987	1,778	1,973	2,033	1,881	1,996
	6	2,117	1,875	2,127	1,991	1,799	1,982	2,045	1,964	2,086
	7	2,121	1,939	2,127	1,996	1,954	2,004	2,090	1,964	2,093
	8	2,140	1,968	2,140	2,045	1,973	2,013	2,097	1,996	2,107
	9	2,143	1,996	2,149	2,068	2,009	2,033	2,114	2,000	2,173
	10	2,155	2,017	2,164	2,072	2,061	2,093	2,193	2,049	2,176
	11	2,155	2,045	2,180	-	-	-	-	-	-
	12	2,207	2,067	2,196	-	-	-	-	-	-
	13	2,250	2,090	2,199	-	-	-	-	-	-
	14	2,250	2,090	2,201	-	-	-	-	-	-
	15	2,279	2,097	2,225	-	-	-	-	-	-
Total		31,995	29,047	31,732	19,804	18,443	19,609	20,420	19,076	20,564
Effectif		15	15	15	10	10	10	10	10	10
Moyenne		2,133	1,936	2,115	1,980	1,844	1,961	2,042	1,907	2,056
Variance		0,008	0,018	0,010	0,005	0,019	0,007	0,007	0,010	0,006
Test F		F c = 14,69		HS	F c = 5,08		S	F c = 8,60		HS

La comparaison 2 à 2 des fécondités moyennes a été réalisée à l'aide du test de KEULS selon le schéma indiqué dans le tableau ci-après.

- Analyse statistique -

Espèces	O. fecundus			O. nigerrimus			O. telenomicida		
Traitement	Moy.	1,936	2,115	Moy.	1,844	1,960	Moy.	1,907	2,042
Miel	2,133	0,197	0,018	1,980	0,136	0,020	2,056	0,149	0,014
Lait sucré	2,115	0,179	-	1,960	0,116	-	2,042	0,135	-
Saccharose	1,936	-	-	1,844	-	-	1,907	-	-
Valeurs Qi	-	3,44	2,86	-	3,50	2,90	-	3,53	2,92
Etendues th.	-	0,096	0,080	-	0,115	0,096	-	0,099	0,082

La comparaison des écarts entre moyennes avec les étendues théoriques montre que, pour les trois espèces étudiées, il n'y a pas de différence significative entre les fécondités moyennes des femelles élevées respectivement sur miel et sur lait sucré. La fécondité moyenne de ces mêmes femelles est cependant significativement supérieure à celle des femelles élevées sur saccharose, d'où le classement suivant :
(1 = O. fecundus ; 2 = O. nigerrimus ; 3 = O. telenomicida).

1 : [Miel (138,46 oeufs) = Lait sucré] (133,53) < Saccharose (90,20),
2 : [Miel (96,80) = Lait sucré (92,80)] <Saccharose (73,30),
3 : [Lait sucré (115,70) = Miel (112,10)] <Saccharose (82,70).

L'étude du rythme de ponte quotidien (Fig. 12) montre, par ailleurs, que le nombre d'oeufs déposés par femelle et par jour est constamment plus faible dans le cas du saccharose que dans le cas du miel ou du lait sucré. La période d'oviposition est également plus courte (3 à 7 jours). La fécondité des Ooencyrtus peut donc être affectée par la nature chimique de l'aliment qui leur est offert dès l'éclosion.

Pour interpréter les résultats obtenus, il est bon

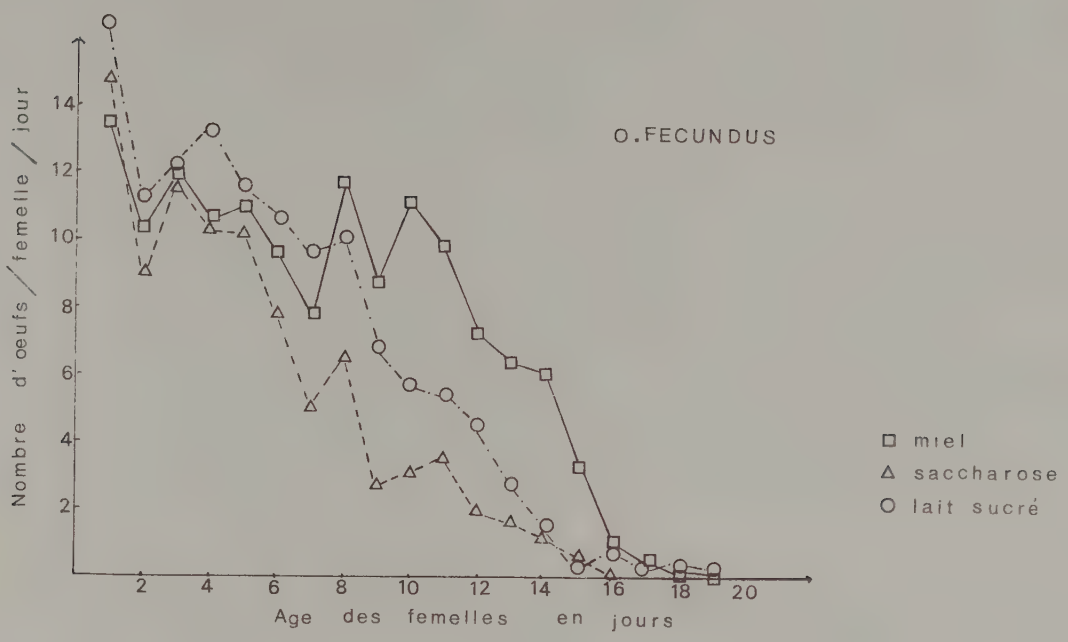
de rappeler au préalable la composition chimique du lait et du miel.

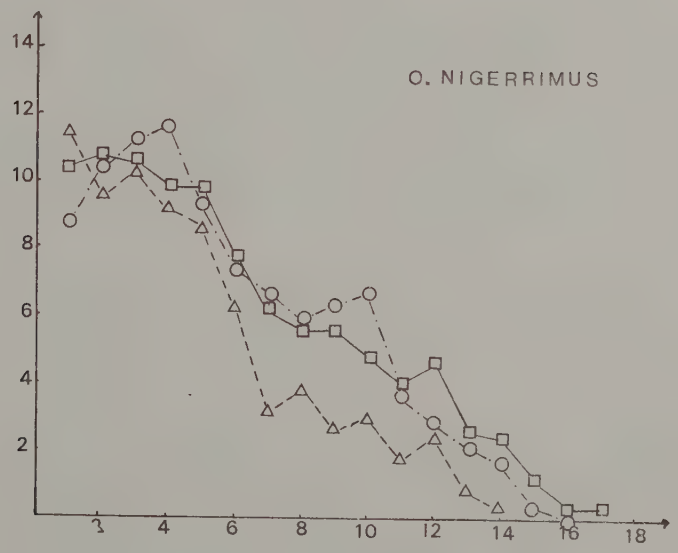
Un litre de lait contient approximativement 860 à 880 g d'eau, 45 à 50 g de lactose, 8,5 à 9,9 g de matières minérales, 30 à 50 g de matières grasses (glycérides, phosphoglycérides, cholestérides) et 30 à 35 g de matières protéiques, (caseine, lactalbumine) ; il faut y ajouter un certain nombre de vitamines des groupes A, C, D, E,K et surtout B. Le lait écrémé diffère du lait entier par sa faible teneur en matières grasses qui est de l'ordre de 0,3 à 0,5 g par litre, et par la perte des vitamines liposolubles (A, D, E et K) (JENNESS & PATTON, 1959).

Le miel contient des glucides (glucose + lévulose) qui représentent à eux seuls 95 à 99 % de la matière sèche, de l'eau (14 à 25 %), des acides organiques (29,12 meq/kg), des protides (0,26 %), des sels minéraux (0,169 %), des colloides (0,1 à 1 %), des vitamines, des enzymes et des substances aromatiques (LOUVEAUX, 1968).

L'amélioration de la fécondité enregistrée avec le miel d'une part et le lait sucré d'autre part pourrait être en rapport avec la nature des sucres qu'ils renferment, une telle hypothèse laissant supposer que le glucose, le lévulose et le lactose sont plus favorables à la ponte des Ooencyrtus que le saccharose. Il est possible également que la forte teneur en sucre (20 g pour 50 cc d'eau) du régime à base de saccharose soit à l'origine de la différence observée, l'excès de sucre prélevé par l'insecte se traduisant par une surcharge de son métabolisme glucidique qui aurait des répercussions sur l'activité reproductrice de la femelle. Cette dernière hypothèse rejoint le point de vue de MORERE (1970) concernant l'influence d'un régime méridique à base d'acides aminés sur le développement et la reproduction de Plodia interpunctella HBN. (Lep. Pyralidae). Cet auteur constate, en effet, qu'un apport de caseine subissant une protéolyse progressive et continue

INFLUENCE DE L'ALIMENTATION DES ADULTES D'OOENCYRTUS SUR LA FECONDITE





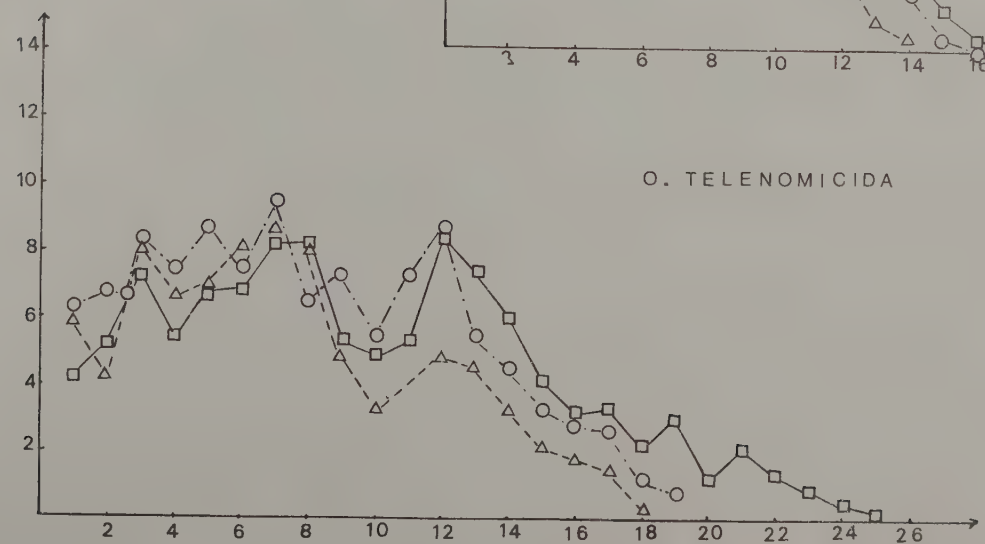


fig 12

dans le tube digestif de la larve est mieux supporté par cette dernière qu'un apport massif d'acides aminés libres, lequel troublerait plus ou moins profondément les fonctions digestives et le métabolisme de l'insecte.

L'intervention sur les phénomènes de reproduction des Ooencyrtus de facteurs autres que la teneur en sucre existant dans le miel et le lait peut être également envisagée. Il est cependant peu probable que les matières azotées soient l'un de ces facteurs, le miel n'en renfermant que de faibles quantités et les femelles ayant, par ailleurs, la possibilité de les prélever directement aux dépens du vitellus de l'hôte.

VI - INFLUENCE DE L'EFFET DE NOMBRE SUR LA FECONDITE.

Dans le but de préciser le nombre optimal d'Ooencyrtus à mettre dans nos boîtes de ponte décrites au chapitre II, nous avons entrepris d'analyser les effets d'une surpopulation sur le potentiel reproducteur des parasites en comparant la fécondité de trois lots de femelles élevées à 30° et 60 % d'humidité relative :

- Lot A : 1 femelle par tube,
- Lot B : 5 femelles par tube,
- Lot C : 10 femelles par tube.

Tous les tubes utilisés avaient les mêmes dimensions (1,5 cm de diamètre et 5 cm de hauteur) et recevaient quotidiennement un nombre de pontes d'Aelia proportionnel à celui des femelles qu'ils renfermaient.

Les résultats, après transformation logarithmique, sont groupés dans le tableau 43.

- Tableau 43 -

Influence du nombre de femelles par tube d'élevage sur la fécondité des Ooencyrtus.

A = 1 femelle par tube ; B = 5 femelles par tube ; C = 10 femelles par tube.

Espèces		O. fecundus			O. nigerrimus			O. telenomicida		
Lots		A	B	C	A	B	C	A	B	C
Répétitions	1	1,978	2,083	2,033	1,929	1,949	1,892	1,978	2,013	1,792
	2	2,161	2,100	2,061	1,995	1,991	1,939	1,991	2,041	1,863
	3	2,193	2,199	2,100	2,061	2,009	1,968	2,072	2,053	2,000
	4	2,193	2,301	2,140	2,124	-	-	2,093	-	-
	5	2,288	-	-	2,146	-	-	2,185	-	-
Total		10,813	8,683	8,334	10,256	5,949	5,800	10,319	6,107	5,656
Effectif		5	4	4	5	3	3	3	3	3
Moyenne		2,163	2,171	2,083	2,051	1,983	1,933	2,064	2,036	1,885
Variance		0,013	0,010	0,002	0,008	0,001	0,001	0,007	0,004	0,011

Les trois lots de O. fecundus ont déposé en moyenne et par femelle, respectivement 149,20 oeufs, 151,25 oeufs et 121,75 oeufs. Le test F n'indique aucune différence significative entre ces trois moyennes (F calculé = 1,074 ; F 0,05 = 4,10 pour 2 et 10 d.l.l.).

Les femelles de O. nigerrimus ont pondu en moyenne et par femelle 114,40 oeufs pour le lot A, 96,33 oeufs pour le lot B et 86,00 oeufs pour le lot C. Ces trois moyennes ne diffèrent pas significativement au seuil de 5 % (F calculé = 2,94 ;

F 0,05 = 4,46 pour 2 et 10 d.l.l.).

Pour O. telenomicida, nous avons enregistré une fécondité moyenne de 117,60 oeufs pour le lot A, de 108,66 oeufs pour le lot B et de 48,33 oeufs pour le lot C. On observe donc une baisse importante de la fécondité pour ce dernier lot, le test de KEULS ne révélant, par ailleurs, aucune différence significative entre les lots A et B.

Il semblerait donc que O. telenomicida soit plus sensible aux effets d'une surpopulation que les deux autres espèces, ce qui pourrait être la conséquence d'un élevage à une température (30°) très éloignée de son optimum thermique (25°).

En se basant sur les résultats précédents et en tenant compte du volume de nos boîtes d'élevage, il est possible de fixer à une soixantaine le nombre optimal de femelles de O. fecundus ou de O. nigerrimus à mettre dans ces boîtes.

VII - INFLUENCE DE L'HOTE SUR LA FECONDITE.

L'étude de la spécificité parasitaire ayant montré que les Ooencyrtus étaient capables de pondre et de se développer dans les oeufs de diverses espèces d'Hétéroptères, nous avons jugé intéressant de préciser l'influence éventuelle de l'hôte sur le potentiel reproducteur du parasite. Cette influence peut résulter à la fois de la nature de l'hôte d'origine et de celle de l'hôte parasité. Nous avons donc conçu deux types d'expériences :

- des femelles issues respectivement de deux hôtes A et B sont mises en présence du même hôte (A ou B).
- des femelles issues du même hôte A sont mises en présence respectivement des hôtes A, B, C,...

A) Influence de l'hôte d'origine.

Dans cette expérience, nous avons testé la fécondité de deux lots de femelles (A et B) quotidiennement pourvues en pontes fraîches d'A. cognata, dès leur naissance.

Lot A : Femelles issues d'oeufs d'A. cognata

Lot B : Femelles issues d'oeufs de S. lynceum.

Chaque lot comportait 6 femelles vierges, élevées isolément à 30° et 60 % d'humidité relative.

Les résultats, après transformation logarithmique, sont consignés dans le tableau 44.

- Tableau 44 -

Influence de l'hôte d'origine (A = A. cognata : B = S. lynceum) sur la fécondité de O. fecundus et O. nigerrimus.

Espèces		O. fecundus		O. nigerrimus	
Lots		A	B	A	B
Femelles	1	1,964	2,097	1,892	2,097
	2	1,996	2,161	1,973	2,114
	3	2,075	2,230	1,991	2,164
	4	2,114	2,248	2,025	2,179
	5	2,137	2,288	2,033	2,215
	6	2,248	2,408	2,075	2,272
Total		12,534	13,433	11,991	13,041
Effectif		6	6	6	6
Moyenne		2,089	2,239	1,998	2,173
Variance		0,010	0,011	0,004	0,004

Dans le cas de O. fecundus, le dénombrement de la ponte est le suivant :

. 6 femelles A pondent 754 oeufs soit en moyenne 125,67 oeufs par femelle.
. 6 femelles B pondent 1067 oeufs soit en moyenne 177,83 oeufs par femelle..

Les femelles B pondent donc en moyenne 52,16 oeufs de plus que les femelles A. La différence de fécondité constatée est statistiquement significative (F calculé = 6,12 ; F 0,05 = 4,96).

Pour O. nigerrimus, les résultats sont les suivants :

. 6 femelles A pondent 603 oeufs soit en moyenne 100,50 oeufs par femelle.
. 6 femelles B pondent 903 oeufs soit en moyenne 150,50 oeufs par femelle.

Il existe donc une différence de 50 oeufs entre les fécondités moyennes des deux lots en faveur des femelles B. Cette différence est hautement significative au seuil 1 % (F calculé = 22,52 ; F 0,01 = 10,00).

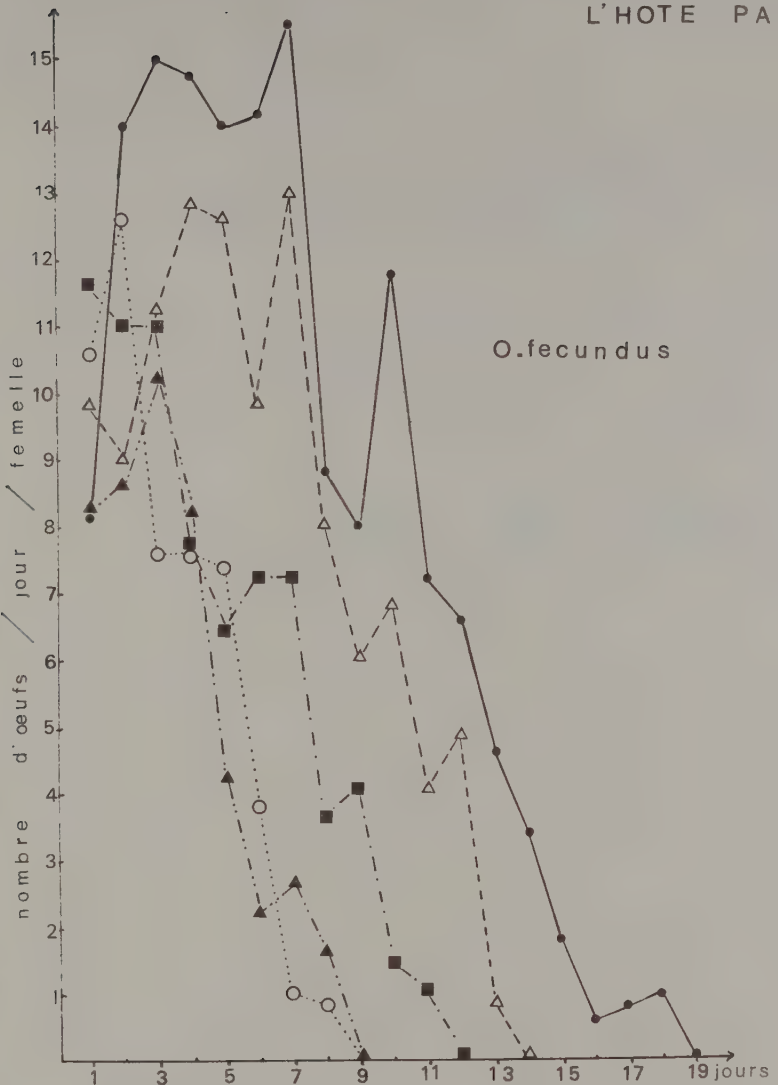
Pour les deux espèces d'Ooencyrtus étudiées, la fécondité des femelles issues de S. lynceum est donc nettement supérieure à celle des femelles issues d'A. cognata.

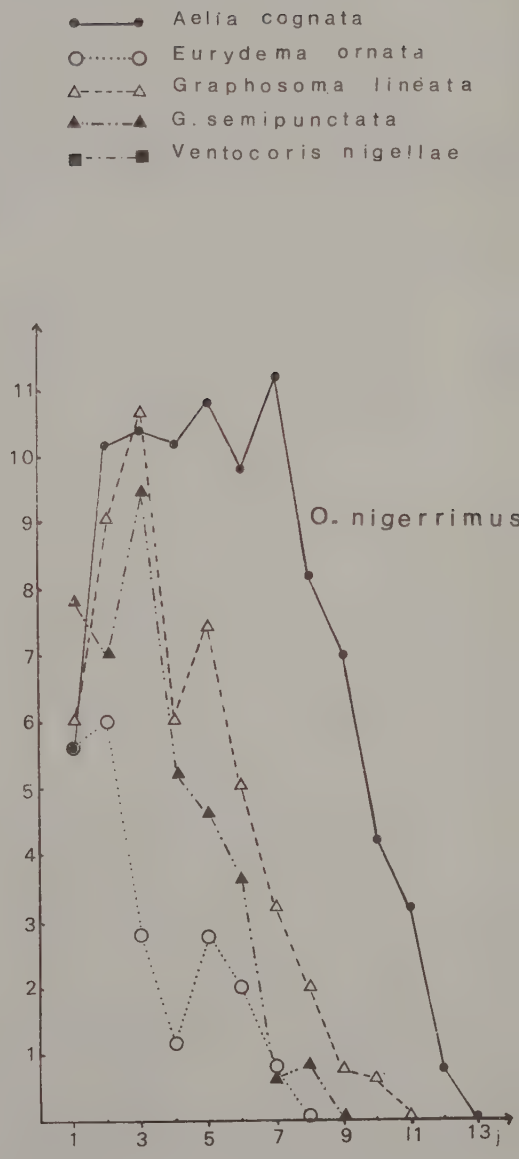
B) Influence de l'hôte parasité (Fig. 13).

Toutes les femelles utilisées dans cette expérience proviennent d'une souche élevée pendant plusieurs générations au laboratoire sur A. cognata.

Pour O. fecundus, cinq lots de cinq femelles ont été constitués et mis en présence respectivement des hôtes suivants : A. cognata (Pentatomidae), Eurydema ornatum L. (Pentatomidae), Graphosoma lineata L. (Scutelleridae), Graphosoma semipunctata FABR (Scutelleridae) et Ventocoris nigellae F (Scutelleridae).

FECONDITE MOYENNE JOURNALIERE EN FONCTION DE L'HOTE PARASITE





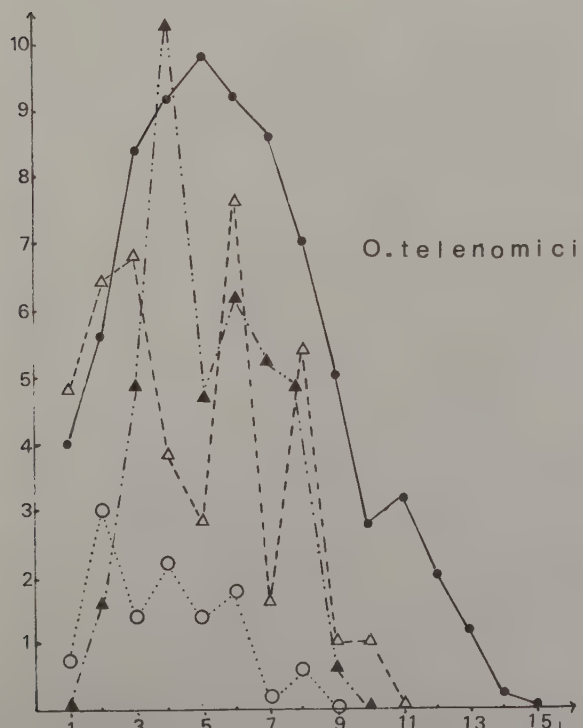


fig 13

Pour O. nigerrimus et O. telenomicida seuls les quatre premiers hôtes ont été retenus, V. Nigellae n'ayant pu être maintenu suffisamment longtemps en élevage.

Les femelles sont élevées isolément (30° - 60 % HR) en présence d'une ponte-hôte renouvelée quotidiennement.

1) Cas de O. fecundus.

Le tableau 45 précise, pour les cinq espèces-hôtes, les fécondités (après transformation logarithmique) enregistrées au sein de chaque lot.

- Tableau 45 -

Nombre d'oeufs déposés par des femelles de O. fecundus élevées isolément sur différents hôtes.

Hôtes		A. cognata	E. ornata	G. lineatum	G.semipunctata	V. nigellae
Femelles	1	2,079	1,556	1,875	1,230	1,732
	2	2,140	1,643	1,939	1,556	1,748
	3	2,193	1,681	2,061	1,716	1,857
	4	2,225	1,813	2,064	1,732	1,886
	5	2,230	1,826	2,176	1,845	2,004
Total		10,868	8,520	10,116	8,080	9,229
Effectif		5	5	5	5	5
Moyenne		2,173	1,704	2,023	1,616	1,846
Variance		0,004	0,013	0,014	0,057	0,012
Test F		F calculé = 12,95 ; F 0,01 = 4,43 pour 4 et 20 d.l.l.; HS				

- Analyse statistique -

Traitements	Moy.	1,616	1,704	1,846	2,023
A. cognata	2,173	0,557	0,469	0,327	0,150
G. lineata	2,023	0,407	0,319	0,177	-
V. nigellae	1,846	0,230	0,142	-	-
E. ornatum	1,704	0,088	-	-	-
G.semipunctata	1,616	-	-	-	-
Valeurs de Qi	-	4,24	3,96	3,58	2,95
Etendues th.	-	0,267	0,249	0,225	0,185

Les femelles de O. fecundus ont pondu en moyenne 45,80 oeufs sur G. semipunctata, 52,00 oeufs sur E. ornatum, 72,00oeufs sur V. nigellae, 108,60 oeufs sur G. lineata et 150,40 oeufs sur A. cognata.

L'analyse statistique n'indique pas de différence significative entre G. semipunctata et E. ornatum d'une part et entre E. ornatum et V. nigellae d'autre part. Ces deux groupes sont cependant significativement différents de G. lineata et d'A. cognata. Il existe en outre un écart significatif entre ces deux dernières espèces.

Il est donc possible d'établir le classement suivant :

[G. semipunctata - E. ornatum - V. nigellae] < G. lineata < A.cognata

2) Cas de O. nigerrimus.

Le tableau 46 traduit en données logarithmiques les résultats obtenus.

- Tableau 46 -

Nombre d'oeufs déposés par des femelles de O. nigerrimus élevées isolément sur différents hôtes

Hôtes		A.cognata	E.ornatum	G.lineata	G.semipunctata
Femelles	1	1,826	1,230	1,580	1,556
	2	1,881	1,230	1,643	1,681
	3	1,964	1,279	1,748	1,690
	4	1,987	1,415	1,756	1,699
	5	2,064	1,431	1,763	1,748
Total		9,722	6,586	8,491	8,375
Effectif		5	5	5	5
Moyenne		1,944	1,317	1,698	1,675
Variance		0,009	0,010	0,007	0,005
Test F		F calculé = 44,04 ; F 0,01 = 5,29 pour 3 &16 dll.;HS			

- Analyse statistique -

Traitements	Moy.	1,318	1,675	1,698
A. cognata	1,944	0,626	0,269	0,246
G. lineata	1,698	0,380	0,023	-
G. semipunctata	1,675	0,357	-	-
E. ornatum	1,318	-	-	-
Valeurs de Qi	-	$Q_4 = 4,05$	$Q_3 = 3,65$	$Q_2 = 3,00$
Etendues théoriques	-	$D_4 = 0,158$	$D_3 = 0,142$	$D_2 = 0,117$

Les femelles de O. nigerrimus ont pondu en moyenne 21,20 oeufs sur E. ornatum, 47,80 oeufs sur G. semipunctata, 50,60 oeufs sur G. lineata et 89,60 oeufs sur A. cognata. On enregistre donc une baisse importante de la fécondité en présence d'E. ornatum, tandis que la reproduction la plus active est réalisée avec des pontes d'A. cognata. Le test de KEULS ne révèle, par contre, aucune différence significative entre G. lineata et G. semipunctata qui constituent ainsi un groupe intermédiaire entre E. ornatum et A. cognata, d'où le classement suivant :

E. ornatum $<$ [G. semipunctata - G. lineata] $<$ A. cognata.

3) Cas de O. telenomicida.

Comme dans le cas de O. nigerrimus, quatre hôtes ont été testés : A. cognata, E. ornatum, G. lineata et G. semipunctata.

Les résultats, après transformation logarithmique, sont rassemblés dans le tableau 47.

- Tableau 47 -

Nombre d'oeufs déposés par des femelles de O. telenomicida élevées isolément sur différents hôtes

Hôtes		A.cognata	E.ornatum	G.lineata	G.semipunctata
Femelles	1	1,785	0,778	1,398	1,362
	2	1,813	0,845	1,544	1,477
	3	1,903	1,079	1,580	1,653
	4	1,924	1,204	1,690	1,663
	5	1,959	1,204	1,778	1,663
Total		9,385	5,111	7,990	7,817
Effectif		5	5	5	5
Moyenne		1,877	1,022	1,598	1,563
Variance		0,005	0,040	0,021	0,019
Test F		F calculé = 29,82 ; F 0,01 = 5,29 pour 3 et 16dd1.;HS			

- Analyse statistique -

Traitements	Moy.	1,022	1,563	1,598
A. cognata	1,877	0,855	0,314	0,279
G. lineata	1,598	0,576	0,035	-
G. semipunctata	1,563	0,541	-	-
E. ornatum	1,022	-	-	-
Valeurs de Qi	-	Q_4 = 4,05	Q_3 = 3,65	Q_2 = 3,00
Etendues théoriques	-	D_4 = 0,263	D_3 = 0,237	D_2 = 0,195

Les femelles de O. telenomicida ont pondu en moyenne 11,40 oeufs sur E. ornatum, 38,00 oeufs sur G. semipunctata, 41,40 oeufs sur G. lineata et 76,20 oeufs sur A. cognata.

Le minimum et le maximum de fécondité sont donc réalisés respectivement en présence d'E. ornatum et d'A. cognata. Aucune différence significative n'existe par ailleurs entre G. lineata et G. semipunctata qui se classent ainsi :

E. ornatum < [G. semipunctata - G. lineata] < A. cognata.

C) Essai d'accoutumance à l'hôte.

Les pontes de G. semipunctata ayant induit, pour les trois espèces d'Ooencyrtus étudiées, une baisse de la fécondité par rapport à celle des femelles installées sur A. cognata, nous avons cherché à voir si ce phénomène n'était pas le résultat d'une préadaptation à l'hôte d'origine. Les femelles utilisées dans l'essai précédent proviennent en effet d'une souche (A) de laboratoire entretenue pendant plusieurs générations consécutives aux dépens d'A. cognata. Il est donc possible que l'abaissement du potentiel reproducteur manifesté au contact de G. semipunctata soit la conséquence d'une perturbation dans le comportement d'un parasite préadapté à un hôte donné et mis en présence d'un nouvel hôte.

Pour tester l'hypothèse d'une accoutumance à l'hôte, nous avons conçu l'expérience suivante : des femelles issues de la souche A ont été mises à pondre sur des oeufs de G. semipunctata. La descendance obtenue a été ensuite le point de départ d'une nouvelle souche (B) entretenue pendant douze générations consécutives sur G. semipunctata. A la treizième génération, trois lots de cinq femelles élevées isolément ont été constitués :

Lot 1 : chaque femelle reçoit quotidiennement deux pontes d'A. cognata.

Lot 2 : chaque femelle reçoit quotidiennement deux pontes de G. semipunctata.

Lot 3 : chaque femelle reçoit quotidiennement une ponte d'A. cognata et une ponte de G. semipunctata.

Des lots identiques ont été également constitués avec des femelles de la souche A. Tous les jours nous procédions au décompte du nombre d'oeufs déposés par chaque femelle. A la fin de l'expérience, il était ainsi possible de comparer le parasitisme respectif de G. semipunctata et d'A. cognata par les deux souches A et B.

1) Cas de O. fecundus.

Les résultats, après transformation logarithmique, sont groupés dans le tableau 48.

- Tableau 48 -

Variations de la fécondité de O. fecundus en fonction de la souche d'origine (A = souche entretenue sur A. cognata ; B = souche entretenue sur G. semipunctata) et de l'espèce hôte disponible (AC = A. cognata ; GS = G. semipunctata)

1 = 2 pontes d'A. cognata ; 2 = 2 pontes de G. semipunctata
3 = 1 ponte d'A. cognata + 1 ponte de G. semipunctata.

Souches	Souche A				Souche B			
Lots	1	2	3		1	2	3	
Hôtes	AC	GS	AC	GS	AC	GS	AC	GS
Femelles 1	1,991	1,544	1,908	1,176	2,114	2,000	1,724	1,724
2	2,158	1,602	1,924	1,431	2,190	2,017	1,740	1,771
3	2,170	1,653	2,000	1,462	2,228	2,025	1,740	1,778
4	2,290	1,785	2,061	1,505	2,269	2,097	1,756	1,845
5	2,318	1,819	2,072	1,544	2,320	2,155	1,944	1,954
Total	10,928	8,404	9,965	7,119	11,122	10,294	8,905	9,073
Effectif	5	5	5	5	5	5	5	5
Moyenne	2,185	1,681	1,993	1,424	2,224	2,059	1,781	1,814
Variance	0,017	0,014	0,006	0,021	0,006	0,004	0,008	0,008

Au bout de 13 générations les femelles B déposent en moyenne 169,80 oeufs par femelle sur pontes d'A. cognata contre 158,60 oeufs pour les femelles A, soit une différence de 11,20 oeufs qui n'est pas significative au seuil 5 % (F calculé = 0,32 ; F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d.l.l.).

Sur pontes de G. semipunctata, les femelles B déposent en moyenne 115,60 oeufs par femelle contre 49,40 oeufs pour les femelles A, soit une différence de 66,20 oeufs qui est hautement significative au seuil 1 %.

Quand les femelles ont le choix entre A. cognata et G. semipunctata, celles issues de la souche B pondent en moyenne 61,60 oeufs sur A. cognata et 66,40 oeufs sur G. semipunctata, soit une différence de 4,80 oeufs qui n'est pas significative au seuil 5 % (F calculé = 0,34 ; F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d.l.l.) ; par contre, celles issues de la souche A déposent en moyenne 99,60 oeufs sur A. cognata et 27,60 oeufs sur G. semipunctata soit une différence de 72,00 oeufs qui est hautement significative. Les femelles A préfèrent donc A. cognata, tandis que les femelles B pondent indifféremment sur A. cognata ou sur G. semipunctata.

Il semblerait par conséquent qu'une adaptation des femelles de O. fecundus aux pontes de G. semipunctata se soit produite au bout de 13 générations d'élevage continu sur ce nouvel hôte. Les femelles B continuent cependant à parasiter aussi bien les pontes d'A. cognata que les femelles A.

2) Cas de O. nigerrimus

Le tableau 49 précise, après transformation logarithmique, les fécondités des différentes femelles mises en expérience.

- Tableau 49 -

Variations de la fécondité de O. nigerrimus en fonction de la souche d'origine (A = souche entretenue sur A. cognata ; B = souche entretenue sur G. semipunctata) et de l'espèce hôte disponible (AC = A. cognata ; GS = G. semipunctata).

1 = 2 pontes d'A. cognata ; 2 = 2 pontes de G. semipunctata
3 = 1 ponte d'A. cognata + 1 ponte de G. semipunctata.

Souches		Souche A				Souche B			
Lots		1	2	3		1	2	3	
Hôtes		AC	GS	AC	GS	AC	GS	AC	GS
Femelles	1	2,021	1,431	1,875	-	1,944	1,785	1,924	1,176
	2	2,117	1,653	1,929	0,845	1,968	1,799	1,929	1,431
	3	2,130	1,681	1,959	0,845	1,978	1,934	1,959	1,505
	4	2,220	1,681	2,000	1,079	2,004	1,964	2,029	1,580
	5	2,228	1,716	2,037	1,342	2,017	1,991	2,120	1,653
Total		10,717	8,163	9,801	4,589	9,912	9,474	9,962	7,346
Effectif		5	5	5	4	5	5	5	5
Moyenne		2,143	1,633	1,960	1,028	1,982	1,895	1,992	1,469
Variance		0,007	0,013	0,004	0,036	0,008	0,009	0,007	0,034

Les femelles B déposent en moyenne 96,20 oeufs par femelle sur pontes d'A. cognata contre 141,20 oeufs pour les femelles A, soit une différence de 45,00 oeufs qui est hautement significative au seuil de 1 % (F calculé = 16,12 ; F 0,01 = 11,20 pour 1 et 8 d.l.l.).

Sur pontes de G. semipunctata, les femelles B déposent en moyenne 80,00 oeufs par femelle contre 44,00 oeufs pour les femelles A, soit une différence de 36,00 oeufs qui est hautement significative.

Quand les femelles ont le choix entre A. cognata et G. semipunctata, celles issues de la souche B pondent en moyenne 99,80 oeufs sur A. cognata et 31,40 oeufs sur G. semipunctata, tandis que celles issues de la souche A déposent en moyenne 92,00 oeufs sur A. cognata et 10,20 oeufs sur G. semipunctata.

Les femelles B continuent donc à préférer les pontes d'A. cognata mais semblent cependant avoir plus tendance à parasiter les pontes de G. semipunctata que les femelles A (31,40 oeufs contre 10,20 oeufs soit une différence de 21,20 oeufs qui est significative au seuil 5 % (F calculé = 11,14 et F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d.d.l.).

En l'absence de choix, les femelles B paraissent, par contre, en mesure de parasiter aussi bien les pontes de G.semipunctata que celles d'A. cognata : 80,00 oeufs contre 96,20 oeufs soit une différence de 16,20 oeufs qui n'est pas significative au seuil 5 % (F calculé = 3,83 ; F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d.l.l.).

3) Cas de O. telenomicida.

L'ensemble des résultats, après transformation logarithmique, sont rassemblés dans le tableau 50.

- Tableau 50 -

Variations de la fécondité de O. telenomicida en fonction de la souche d'origine (A = souche entretenue sur A. cognata ; B = souche entretenue sur G. semipunctata) et de l'espèce hôte disponible (AC = A. cognata, GS = G. semipunctata).

1 = 2 pontes d'A. cognata ; 2 = 2 pontes de G. semipunctata ; 3 = 1 ponte d'A. cognata + 1 ponte de G. semipunctata).

Souches	Souche A				Souche B			
Lots	1	2	3		1	2	3	
Hôte	AC	GS	AC	GS	AC	GS	AC	GS
Femelles 1	1,881	1,322	1,857	0,699	1,806	1,568	1,839	1,204
2	1,964	1,556	1,929	0,778	1,881	1,690	1,851	1,230
3	1,978	1,568	1,954	0,903	1,908	1,740	1,903	1,255
4	2,004	1,580	1,959	0,954	2,029	1,826	1,934	1,447
5	2,033	1,707	1,991	1,041	2,057	1,832	1,959	1,491
Total	9,860	7,734	9,691	4,376	9,682	8,657	9,487	6,628
Effectif	5	5	5	5	5	5	5	5
Moyenne	1,972	1,547	1,938	0,875	1,936	1,731	1,897	1,326
Variance	0,003	0,019	0,002	0,019	0,011	0,012	0,003	0,018

Les femelles B déposent en moyenne 88,40 oeufs par femelle sur pontes d'A. cognata contre 94,40 oeufs pour les femelles A, soit une différence de 6,00 oeufs qui n'est pas significative au seuil 5 % (F calculé=0,44 ; F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d.l.l.).

Sur pontes de G. semipunctata, les femelles B déposent en moyenne 55,20 oeufs par femelle contre 36,60 oeufs pour les femelles A, soit une différence de 18,60 oeufs qui est significative à 5 % (F calculé = 5,43 ; F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d.l.l.)

Quand les femelles ont le choix entre A. cognata et G. semipuntata, celles issues de la souche B pondent en moyenne 79,40 oeufs sur A. cognata et 22,00 oeufs sur G. semipunctata, tandis que celles issues de la souche A déposent en moyenne 87,20 oeufs sur A. cognata, et 7,80 oeufs sur G. semipunctata.

Malgré un élevage continu durant douze générations sur oeufs de G. semipunctata, les femelles de O. telenomicida continuent donc à manifester une préférence pour les pontes d'A. cognata. Les pontes de G. semipunctata semblent cependant être plus fréquemment parasitées par les femelles B que par les femelles A (22,00 oeufs contre 7,80 oeufs soit une différence de 14,20 oeufs qui est hautement significative au seuil 1 % : F calculé = 27,78 et F 0,01 = 11,2 pour 1 et 8 d.d.l.).

En l'absence de choix, les femelles semblent également parasiter davantage les pontes d'A. cognata que celles de G. semipunctata (88,40 oeufs contre 52,20 oeufs).

D) Conclusions et discussion.

Il ressort de l'étude précédente que l'hôte aux dépens duquel s'est effectué le développement préimaginal et l'hôte parasité peuvent avoir un impact direct sur la fécondité des Ooencyrtus.

Dans le premier cas nous avons constaté que des femelles issues d'oeufs de S. lynceum avaient un pouvoir reproducteur supérieur à celui des femelles issues d'oeufs d'A. cognata. Une telle influence de l'hôte d'origine sur le potentiel reproducteur des femelles a été également mise en évidence par SMITH & PIMENTEL (1969) sur Nasonia vitripennis WALKER (Hym. Pteromalidae). Ces deux auteurs obtiennent en effet un nombre de descendants plus élevé avec des femelles provenant de pupes de Phaenicia sericata MEIGEN qu'avec des femelles issues de pupes de Musca domestica L.

Deux types de facteurs peuvent être à l'origine des

différences de fécondité observées : la taille de l'hôte et ses qualités nutritives.

Le facteur taille est susceptible d'influer sur la quantité de réserves accumulées durant les stades larvaires. L'importance de ces réserves est surtout importante dans le cas des espèces autogènes pour lesquelles la capacité reproductrice est essentiellement fonction comme nous l'avons déjà signalé, des conditions de vie larvaire.

L'aspect qualitatif des réserves peut également intervenir. C'est ainsi que SMITH (1957), utilisant la cochenille Aonidiella aurantii MASK, a pu constater une variation de la fécondité des adultes du parasite Comperiella bifasciata HOW. (Hym. Encyrtidae) selon la nature de la plante-hôte d'A. aurantii ; la plante la plus favorable étant Yucca filipendula L.

L'influence de l'hôte parasité sur la fécondité peut résulter soit de sa valeur nutritive soit d'un phénomène d'adaptation à un hôte déterminé.

La valeur nutritive de l'hôte peut intervenir dans le cas des espèces ayant l'habitude de prélever de la nourriture aux dépens de l'hôte. Il en est ainsi pour Aphelinus asychis WALKER (Hym. Aphelinidae), parasite de divers pucerons, dont le potentiel de multiplication est significativement plus élevé sur Schizaphis graminum ROND que sur Rhopalosiphum maidis FITCH d'une part, et plus élevé sur Rhopalosiphum que sur Sipha flava FORBES d'autre part (RANEY & al, 1971). Il en est de même pour N. vitripennis dont le nombre de descendants par femelle est plus élevé en présence de pupes de P. sericata (441,6) qu'en présence de pupes de M. domestica (46,8) (SMITH & PIMENTEL, 1969). Les Ooencyrtus pourraient également appartenir à cette catégorie.

L'adaptation à l'hôte a été mise en évidence chez quelques rares espèces. C'est ainsi que MICHEL (1970) a pu

observer une chute brutale de la fécondité d'A. asychis lorsque des femelles élevées pendant plusieurs générations consécutives sur un hôte A sont installées sur une colonie-hôte B. Cette perturbation n'est cependant que temporaire car dès la troisième génération entretenue sur l'hôte B, le potentiel reproducteur redevient comparable à celui obtenu à partir de l'hôte A.

La baisse de fécondité enregistrée avec des femelles d'Ooencyrtus issues d'un élevage permanent sur A. cognata et transférées sur des pontes de G. semipunctata relèverait du même comportement parasitaire. Le rétablissement de la fécondité initiale semble cependant plus long à réaliser ; il demande douze générations environ dans le cas de O. fecundus, alors qu'au bout de ce même délai les femelles de O. nigerrimus et de O. telenomicida continuent à déposer davantage d'oeufs dans les pontes d'A. cognata.

L'adaptation à un même hôte d'élevage différent de l'hôte naturel peut avoir de graves répercussions au niveau de l'efficacité d'un traitement biologique dirigé contre cet hôte naturel. Fort heureusement, ce phénomène est loin d'être le cas général pour tous les entomophages. C'est ainsi que LLOYD (1964) n'a remarqué aucune baisse du potentiel reproducteur de Leptomastix dactylopii HOW. (Hym. Encyrtidae) élevé pendant deux années consécutives sur Phenacoccus solani FERRIS puis remis sur son hôte habituel Planococcus citri RISSO.

SALT (1935) a également entretenu Trichogramma evanescens WESTW. sur des oeufs de Sitotroga et d'Ephestia durant respectivement 63 et 43 générations sans avoir pu engendrer de races biologiques. SIMMONDS (1944) rapporte de son côté que l'élevage de Chelonus tescanus CRESS. sur des oeufs d'Ephestia n'affecte pas les potentialités reproductrices de ce parasite une fois mis en présence de son hôte naturel Loxostege sticticalis L.

VIII - INFLUENCE DU SUPERPARASITISME SUR LA FECONDITE.

Nous avons émis dans le paragraphe précédent l'hypothèse d'une influence éventuelle de la quantité de nourriture prélevée par les larves sur le potentiel reproducteur des femelles ; pour vérifier une telle hypothèse nous avons analysé la fécondité de femelles de O. fecundus et de O. nigerrimus, selon que ces femelles ont effectué leur développement préimaginal à l'état isolé, ou à plusieurs dans le même oeuf-hôte.

A) Cas de O. fecundus.

Dans cet essai, nous avons fait parasiter des oeufs de S. lynceum par O. fecundus puis réparti ces oeufs en trois lots selon qu'ils présentent 1, 2 ou 3 pédoncules. Chaque oeuf a été ensuite isolé dans un tube à hémolyse de manière à pouvoir contrôler les émergences.

L'influence du superparasitisme sur la fécondité a été testée en prélevant 6 femelles dans le premier lot (A), 3 x 2 femelles dans le deuxième lot (B) et 2 x 3 femelles dans le troisième lot (C).

Les résultats, après transformation logarithmique, sont consignés dans le tableau 51.

- Tableau 51 -

Influence du nombre de femelles (A = 1 ♀ ; B = 2 ♀ ; C = 3♀) développées par oeuf de S. lynceum sur la fécondité de O. fecundus.

Lots		Lot A	Lot B	Lot C
Femelles	1	2,097	1,978	2,037
	2	2,161	2,146	2,049
	3	2,230	2,179	2,093
	4	2,248	2,193	2,120
	5	2,288	2,243	2,176
	6	2,408	2,371	2,187
Total		13,433	13,110	12,664
Effectif		6	6	6
Moyenne		2,239	2,185	2,111
Variance		0,011	0,016	0,004
Coeff.linéarité		- 1	0	+ 1

Les femelles des lots A, B et C ont pondu en moyenne et par femelle, respectivement 177,83 oeufs, 158,67 oeufs et 130,17 oeufs.

L'hypothèse d'une régression linéaire de la fécondité en fonction du nombre de femelles développées par oeuf de S. lynceum a été testée, sur les données transformées, par la technique des polynômes orthogonaux. Les résultats sont les suivants :

- Tableau d'analyse de la variance -

Source de variation	Somme des carrés des écarts	d.l.l	Carré moyen	F		conclusions
				calculé	tabulaire	
Composante	0,04921	1	0,04921	4,625	4,54	S
Reste	0,00042	2	0,00021	0,020	3,68	NS

L'analyse statistique permet donc de conclure à une diminution de la fécondité lorsque le nombre de femelles issues d'un même oeuf de Solenostethium augmente.

B) Cas de O. nigerrimus.

L'effet du superparasitisme sur la capacité reproductrice des femelles a été étudié à la fois avec des oeufs de S. lynceum et d'A. cognata.

1) Cas des femelles issues d'oeufs de S. lynceum.

Le protocole expérimental est identique à celui indiqué pour O. fecundus.

Les résultats, après transformation logarithmique, sont groupés dans le tableau 52.

- Tableau 52 -

Influence du nombre de femelles (A = 1 ♀ ; B = 2 ♀ ; C = 3 ♀) développées par oeuf de S. lynceum sur la fécondité de O. nigerrimus.

Lots		Lot A	Lot B	Lot C
Femelles	1	2,097	1,964	1,919
	2	2,114	2,013	1,959
	3	2,164	2,029	1,987
	4	2,179	2,049	2,057
	5	2,215	2,107	2,057
	6	2,272	2,179	2,114
Total		13,041	12,341	12,093
Effectif		6	6	6
Moyenne		2,173	2,057	2,015
Variance		0,004	0,006	0,005
Coeff.de linéarité:		- 1	0	+ 1

Les femelles des lots A, B et C ont pondu en moyenne et par femelle, respectivement 150,50 oeufs, 115,50 oeufs et 104,83 oeufs.

L'analyse statistique de ces résultats par la technique des polynômes orthogonaux aboutit aux conclusions suivantes :

- Tableau d'analyse de la variance -

Source de variation	Somme des carrés des écarts	d.l.l.	Carré moyen	F		Conclusions
				Calculé	tabulaire	
Composante	0,07493	1	0,07493	14,750	4,54	S
Reste	0,00564	2	0,00282	0,555	3,68	NS

On peut donc admettre, comme pour O. fecundus, que la fécondité de O. nigerrimus diminue quand le nombre de femelles issues d'un même oeuf de S. lynceum augmente.

Ce résultat est très important à la fois pour la production enmasse des entomophages et, dans la nature, pour expliquer le phénomène d'équilibre des populations hôte-parasite.

En matière d'élevage, on devra notamment éviter le superparasitisme en proportionnant le nombre d'hôtes au nombre de parasites et en réduisant le temps de présence de l'hôte.

2) Cas des femelles issues d'oeufs d'A. cognata.

Dans cette expérience, le nombre d'oeufs déposés par femelle de O. nigerrimus a été étudié dans les trois cas d'émergence suivants :

- une femelle (A) par oeuf d'A. cognata
- deux femelles (B) par oeuf d'A. cognata
- un mâle et une femelle (C) par oeuf d'A. cognata

Les résultats, après transformation logarithmique, sont rassemblés dans le tableau 53.

- Tableau 53 -

Influence du nombre d'imagos (A = 1 ♀ ; B = 2 ♀ ; C = 1 ♂ + 1 ♀) développés par oeuf d'A. cognata sur la fécondité de O. nigerrimus

Lots		Lot A	Lot B	Lot C
Femelles	1	1,892	1,732	1,580
	2	1,973	1,792	1,699
	3	1,991	1,799	1,813
	4	2,025	1,839	1,845
	5	2,033	1,863	1,869
	6	2,075	1,881	1,869
Total		11,991	10,907	10,675
Effectif		6	6	6
Moyenne		1,998	1,818	1,779
Variance		0,004	0,003	0,013
Test F		F calculé=12,02 ; F 0,01=6,36 pour 2 et 15dll. ; HS		

Les femelles des lots A, B et C ont pondu en moyenne et par femelle, respectivement 100,50 oeufs, 61,83 oeufs et 66,17 oeufs.

La comparaison deux à deux des moyennes par le test de KEULS montre qu'il n'y a pas de différence significative entre les lots B et C, la fécondité de ces deux lots étant cependant très significativement inférieure à celle du lot A.

Il semble donc que pour les deux espèces étudiées il y ait une baisse assez nette de la fécondité lorsque le nombre d'imagos issus d'un même oeuf-hôte augmente. Dans le cas de O. nigerrimus cette baisse de fécondité est aussi importante avec deux femelles provenant d'un même oeuf d'A. cognata qu'avec un mâle et une femelle développés dans les mêmes conditions.

Le seul facteur entrant en jeu dans ces expériences étant la quantité de vitellus prélevée par la larve oophage, il paraît donc possible de conclure à un effet de l'importance des réserves accumulées durant les stades larvaires sur le potentiel reproducteur des femelles.

IX - INFLUENCE DE LA DENSITE RELATIVE DE L'HOTE SUR LA FECONDITE DES OOENCYRTUS.

Dans cet essai, des femelles nouveau-nées d'Ooencyrtus ont été réparties en cinq lots maintenus dans des conditions abiotiques identiques (t = 30° et HR = 60 %) et ne différant que par le nombre d'oeufs d'Aelia dont dispose quotidiennement chaque femelle.

Lot I : 24 oeufs par femelle et par jour
Lot II : 12 oeufs par femelle et par jour
Lot III : 6 oeufs par femelle et par jour
Lot IV : 3 oeufs par femelle et par jour
Lot V : 1 oeuf par femelle et par jour.

L'étude de la ponte journalière de chaque femelle a été effectuée par dissection des oeufs de Punaises dans du Ringer. Le tableau 54 indique les fécondités totales, après transformation logarithmique.

- Tableau 54 -

Influence sur la fécondité des Ooencyrtus du nombre d'oeufs d'Aelia par femelle et par jour.

I = 24 oeufs ; II = 12 oeufs ; III = 6 oeufs ; IV = 3 oeufs ; V = 1 oeuf.

Espèces	Femel. / Lots	1	2	3	4	5	Total	Eff.	Moy.	Var.
O. fecundus	I	2,000	2,037	2,072	2,130	2,212	10,452	5	2,090	0,007
	II	1,968	2,013	2,064	2,097	2,272	10,414	5	2,083	0,013
	III	2,033	2,093	2,130	2,152	2,212	10,622	5	2,124	0,004
	IV	2,017	2,100	2,117	2,201	2,243	10,679	5	2,136	0,008
	V	1,959	1,996	2,029	2,053	2,124	10,161	5	2,032	0,004
O. nigerrimus	I	2,045	2,075	2,083	2,097	2,149	10,450	5	2,090	0,001
	II	1,991	2,057	2,086	2,130	2,137	10,401	5	2,080	0,003
	III	1,987	2,114	2,140	2,267	2,272	10,779	5	2,156	0,014
	IV	2,127	2,133	2,238	2,279	2,384	11,161	5	2,232	0,011
	V	1,954	2,021	2,064	2,217	2,281	10,538	5	2,108	0,018
O. telenomicida	I	1,892	1,934	2,021	2,033	2,146	10,027	5	2,005	0,010
	II	1,898	1,929	1,991	2,025	2,140	9,983	5	1,997	0,009
	III	2,025	2,053	2,107	2,117	2,204	10,507	5	2,101	0,005
	IV	1,924	1,973	2,057	2,117	2,127	10,199	5	2,040	0,008
	V	1,845	1,892	1,929	2,097	2,104	9,867	5	1,973	0,014

Les cinq lots de O. fecundus ont déposé en moyenne et par femelle, respectivement 124,82 oeufs ; 124,80 oeufs ; 134,40 oeufs ; 139,00 oeufs et 108,60 oeufs. L'analyse statistique n'indique aucune différence significative entre ces différentes valeurs (F calculé = 1,13 ; F 0,05 = 2,87 pour 4 et 20 d.l.l.).

Pour O. nigerrimus, les fécondités moyennes des différents lots ont été les suivantes : 123,40 oeufs (lot I), 121,20 oeufs (lot II), 147,40 oeufs (lot III), 175,00 oeufs (lot IV) et 133,40 oeufs (lot V). Les valeurs ainsi obtenues ne différent pas significativement au seuil 5 % (F calculé = 1,98 ; F 0,05 = 2,87 pour 4 et 20 d.l.l).

Aucune différence significative ne s'observe entre les fécondités moyennes des cinq lots de O. telenomicida (F calculé = 1,35 ; F 0,05 = 2,87 pour 4 et 20 d.l.l), ces fécondités étant respectivement de 103,40 oeufs, 101,20 oeufs, 127,60 oeufs 111,40 oeufs et 97,00 oeufs.

Pour les trois espèces d'Ooencyrtus étudiées, la ponte des femelles ne subit donc aucune réduction significative lorsque la densité de l'hôte diminue. En d'autres termes, le nombre d'hôtes n'exerce aucune action stimulatrice sur la fécondité des femelles contrairement à ce qui a été mis en évidence pour d'autres espèces telles que l'Ichneumonide Diadromus sp (LABEYRIE, 1960), l'Encyrtide O. kuwanae (LLOYD, 1938), l'Aphidiidae Aphidius rapae CURT (BROUSSAL, 1966) et le Charipidae Charips ancylocera CAM. (BROUSSAL,1966). Pour ces espèces, la baisse de fécondité enregistrée lorsque la densité de l'hôte est faible pourrait être le résultat soit d'un ralentissement de l'ovogenèse soit d'un phénomène d'oosorption. Certaines espèces pro-ovogéniques ont cependant la possibilité de stocker leurs oeufs mûrs et de réduire ainsi leurs pontes quotidiennes ; tel est le cas, par exemple, de l'Aphidiidae A. rapae (BROUSSAL, 1966).

Chez nos trois espèces d'Ooencyrtus, la possibilité de stockage existe mais semble assez restreinte. La figure 14 indique, en effet, pour les femelles des lots IV (3 oeufs par jour et par femelle) et V (1 oeuf par jour et par femelle) une réduction de l'oviposition durant les dix premiers jours de ponte par rapport aux femelles des autres lots, réduction qui se trouve cependant compensée par un allongement de la durée de ponte de près d'une semaine.

INFLUENCE DE LA DENSITE RELATIVE DE L'HOTE SUR LA FECONDITE DES OOENCYRTUS

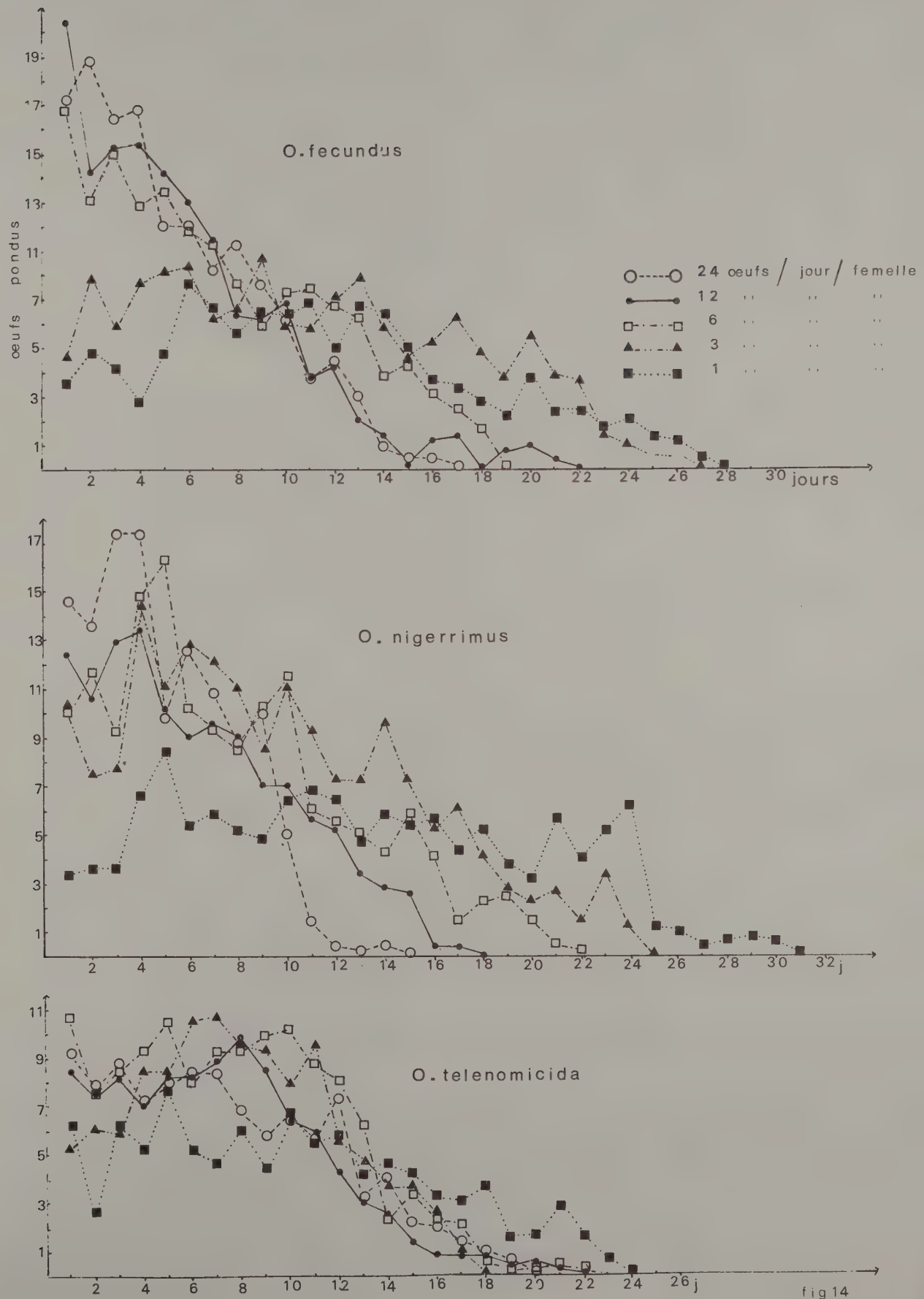


fig 14

Ce résultat diffère de celui de BROUSSAL concernant les 2 espèces synovogéniques Asaphes vulgaris WLK (Hym. Pteromalidae) et Pachyneuron minutissimum FO (Hym. Pteromalidae) pour lesquelles l'oviposition se maintient au même rythme quel que soit le nombre d'hôtes. Toutefois, dans un cas comme dans l'autre, la réduction du nombre d'hôtes disponibles se traduit par des phénomènes de superparasitisme. C'est ainsi que des femelles de O. fecundus ont pu déposer jusqu'à douze oeufs dans un même oeuf d'Aelia. Ce chiffre donne une idée du gaspillage du potentiel reproducteur qui peut en résulter si l'on considère qu'un oeuf d'Aelia ne permet le développement que d'une seule larve parasite.

Nos résultats expérimentaux sont donc en contradiction avec la théorie physiologique de FLANDERS (1942) selon laquelle chaque parasite limite sa ponte lorsque la densité de l'hôte est faible, l'excès d'oeufs mûrs étant soit stocké dans des organes adaptés à cette fonction soit résorbé si aucun organe ne permet son accumulation.

X - INFLUENCE DE LA REPARTITION DE L'HOTE DANS LE TEMPS SUR LA FECONDITE :

Les rencontres parasite-hôte n'étant pas forcément automatiques dans la nature, nous avons cherché à mettre en évidence les pertubations possibles de la fécondité des Ooencyrtus lorsque leur hôte leur fait défaut à certaines époques de leur existence.

Nous avons ainsi examiné successivement l'influence sur la fécondité de la durée de la présence quotidienne de l'hôte, de la présence irrégulière de l'hôte et de la date d'introduction du premier hôte.

A) Influence de la durée de la présence quotidienne de l'hôte (Fig. 15) :

Dans cet essai, nous avons comparé la fécondité de femelles placées en présence d'une ponte d'Aelia pendant 24 heures à celle de femelles ne disposant de leur hôte que 8 heures seulement par jour.

INFLUENCE DE LA REPARTITION DE L'HOTE DANS LE TEMPS SUR LA FECONDITE DES OOENCYRTUS

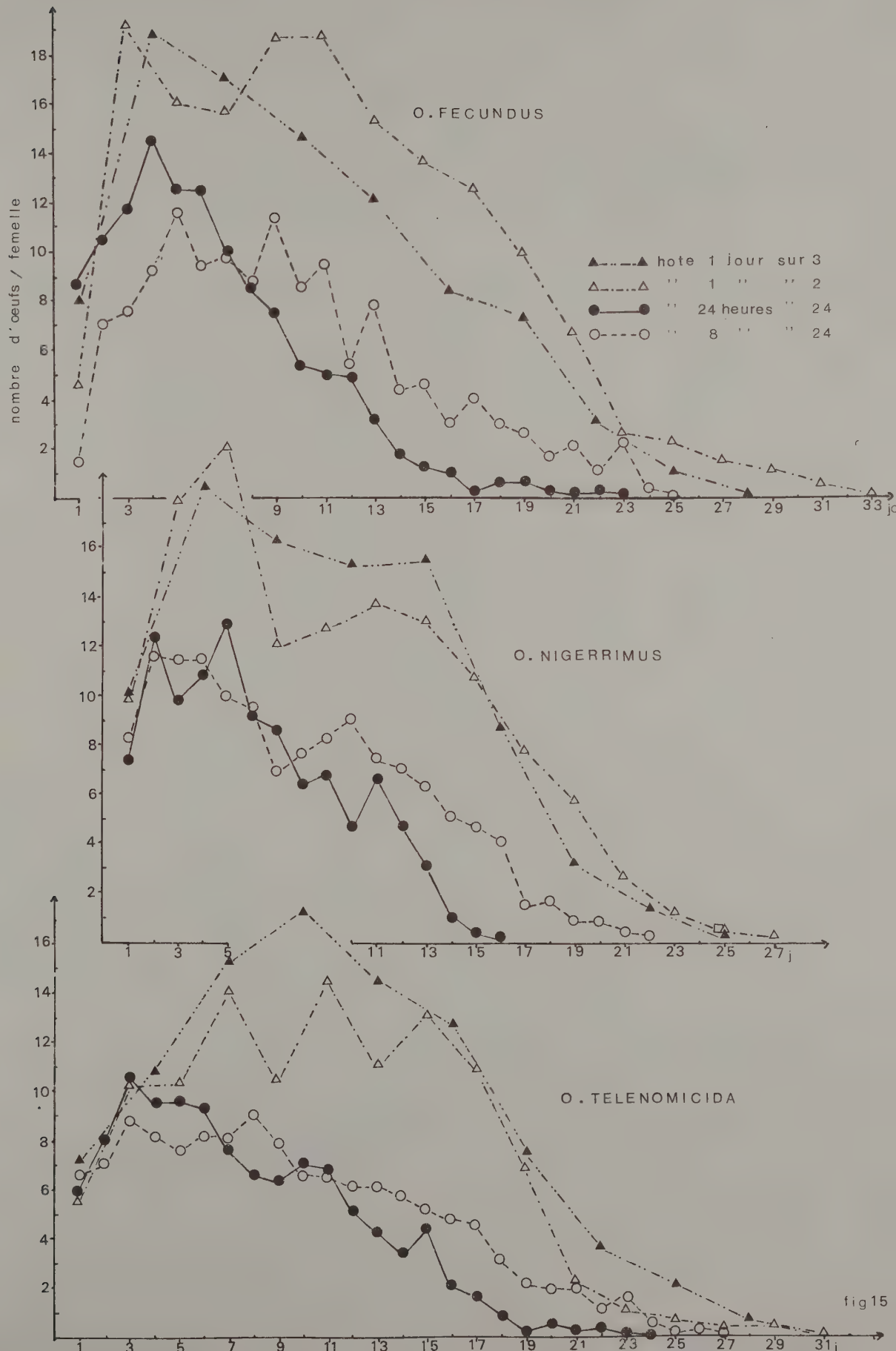


fig 15

Les résultats sont consignés dans le tableau 55.

- Tableau 55 -

Fécondité, après transformation logarithmique, de femelles d'Ooencyrtus disposant constamment de pontes d'Aelia (A) ou pendant 8 heures seulement par jour (B).

Espèces		O. fecundus		O. nigerrimus		O. telenomicida	
Lots		A	B	A	B	A	B
Femelles	1	1,973	1,944	1,875	2,029	1,919	1,978
	2	1,982	2,021	1,939	2,029	1,934	2,037
	3	2,009	2,037	1,959	2,075	1,959	2,057
	4	2,064	2,104	2,000	2,090	1,964	2,075
	5	2,068	2,107	2,013	2,114	1,987	2,093
	6	2,093	2,130	2,025	2,120	2,029	2,133
	7	2,120	2,149	2,049	2,158	2,083	2,140
	8	2,127	2,176	2,068	2,173	2,149	2,158
	9	2,146	2,220	2,079	2,193	2,155	2,196
	10	2,155	2,330	2,130	2,233	2,167	2,243
Total		20,739	21,220	20,139	21,216	20,347	21,112
Effectif		10	10	10	10	10	10
Moyenne		2,074	2,122	2,014	2,122	2,035	2,111
Variance		0,004	0,012	0,005	0,004	0,009	0,006
Test F		0,853	NS	2,930	NS	2,719	NS

Pour les trois espèces étudiées, le test F n'indique aucune différence significative entre les fécondités moyennes des lots A et B. La diminution du temps de présence de l'hôte de 24 à 8 heures n'affecte donc nullement le potentiel reproducteur des Ooencyrtus.

B) Influence de la présence irrégulière de l'hôte :

Dans l'essai suivant, les parasites n'ont pas disposé de pontes d'Aelia tous les jours, mais un jour sur deux dans une première série et 1 jours sur 3 dans une seconde.

Les résultats, après transformation logarithmique, sont rassemblés dans le tableau 56.

- Tableau 56 -

Fécondité, après transformation logarithmique, de femelles d'Ooencyrtus disposant quotidiennement de pontes d'Aelia (A) ou privées d'hôte 1 jour sur 2 (B) ou 2 jours consécutifs sur 3 (C).

Espèces		O. fecundus			O. nigerrimus			O. telenomicida		
Lots		A	B	C	A	B	C	A	B	C
femelles	1	1,973	2,053	1,806	1,875	2,000	1,832	1,919	1,968	1,832
	2	1,982	2,068	1,819	1,939	2,009	1,886	1,934	1,982	1,863
	3	2,009	2,120	1,845	1,959	2,021	1,903	1,959	2,000	1,886
	4	2,064	2,124	1,875	2,000	2,068	1,919	1,964	2,013	1,934
	5	2,068	2,124	1,875	2,013	2,107	1,929	1,987	2,029	1,949
	6	2,093	2,248	1,908	2,025	2,114	1,964	2,029	2,037	1,968
	7	2,120	2,250	1,949	2,049	2,117	1,964	2,083	2,057	1,996
	8	2,127	2,279	2,049	2,068	2,143	1,968	2,149	2,064	2,021
	9	2,146	2,285	2,072	2,079	2,182	1,996	2,155	2,130	2,033
	10	2,155	2,338	2,161	2,130	2,199	2,004	2,167	2,149	2,053
Total		20,739	21,891	19,361	20,139	20,960	19,367	20,347	20,431	19,538
Effectif		10	10	10	10	10	10	10	10	10
Moyenne		2,074	2,189	1,936	2,014	2,096	1,937	2,035	2,043	1,954
Variance		0,004	0,010	0,014	0,005	0,005	0,003	0,009	0,003	0,006
Test F.		F c = 11,196 HS			F c = 15,710 HS			F c = 6,727 HS		

- Analyse statistique -

Espèces	O. fecundus			O. nigerrimus			O. telenomicida		
Traitements	Moy.	1,936	2,074	Moy.	1,937	2,014	Moy.	1,954	2,035
1 jour sur 2	2,189	0,253	0,115	2,096	0,159	0,082	2,043	0,089	0,008
24h sur 24h	2,074	0,138	-	2,014	0,077	-	2,035	0,081	-
1 jour sur 3	1,936	-	-	1,937	-	-	1,954	-	-
Valeurs Qi	-	3,44	2,86	-	3,44	2,86	-	3,44	2,86
Etendues th.	-	0,150	0,129	-	0,092	0,080	-	0,086	0,071

La comparaison des écarts entre moyennes avec les étendues théoriques montre que, pour les trois espèces étudiées, il n'y a pas de différence significative entre la fécondité moyenne des femelles disposant quotidiennement de pontes d'Aelia et celle des femelles privées d'hôte un jour sur deux. La fécondité moyenne de ces mêmes femelles est cependant significativement supérieure à celle des femelles privées d'hôte un jour sur trois.

C) Influence de la date d'introduction du premier hôte :

Dans les expériences suivantes, réalisées à 25° et 60 % d'humidité relative, les parasites n'ont été pourvus de pontes d'Aelia qu'à partir respectivement du quatrième, du huitième et du douzième jour de la vie imaginale.

Le tableau 57 indique, après transformation logarithmique, les résultats obtenus.

- Tableau 57 -

Fécondité, après transformation logarithmique, de femelles de O. fecundus (1), O. nigerrimus (2) et O. telenomicida (3) pourvues en pontes d'Aelia dès leur naissance (A) ou seulement à partir du quatrième (B), du huitième (C) et du douzième (D) jour de leur vie imaginale.

Espèces	♀ / Lots	1	2	3	4	5	6	Moy.	Var.	Test F
1	A	1,845	1,939	2,061	2,107	2,152	2,245	2,058	0,021	
	B	1,806	1,819	1,919	1,991	2,137	2,238	1,985	0,030	F c=0,825
	C	1,380	1,398	2,090	2,215	2,225	2,303	1,935	0,183	NS
	D	0,954	1,204	1,477	2,041	2,334	2,342	1,726	0,356	
2	A	1,819	1,839	1,963	2,049	2,093	2,179	1,991	0,020	
	B	1,544	1,845	1,919	2,072	2,079	2,117	1,929	0,048	F c=1,485
	C	1,531	1,643	1,869	1,881	1,978	2,100	1,834	0,044	NS
	D	0,778	1,477	1,778	1,959	1,982	1,986	1,660	0,225	
3	A	1,322	1,832	1,987	2,025	2,053	2,230	1,909	0,098	
	B	1,613	1,875	1,959	1,973	2,009	2,133	1,927	0,031	F c=1,001
	C	1,301	1,763	1,832	1,851	1,857	1,954	1,760	0,054	NS
	D	1,580	1,653	1,792	1,799	1,857	1,886	1,761	0,014	

Pour les trois espèces concernées, le test F n'indique aucune différence significative entre les fécondités moyennes des lots A, B, C et D.

Un retard de 4 à 12 jours dans l'introduction de l'hôte, soit un délai de plus du tiers de la longévité moyenne des parasites à 25°, ne modifie donc en rien la fécondité moyenne des Ooencyrtus.

Un second essai réalisé avec trois lots de dix femelles chacun, mis en présence de l'hôte à partir respectivement du deuxième, cinquième et dixième jour de la vie imaginale a permis de confirmer les résultats précédents.

D) Conclusions et discussion :

Les différentes expériences que nous venons d'analyser permettent de tirer les conclusions suivantes :

1) La diminution du temps de présence de l'hôte de 24 à 8 heures par jour ne donne lieu à aucune baisse de fécondité. Les graphiques de la figure 15 indiquent cependant un déficit de ponte durant la première semaine (période d'intense activité ovarienne pour les témoins), ce qui laisserait supposer l'existence d'un débit horaire maximum. Le déficit en question se trouve compensé durant les deux semaines suivantes par une ponte supérieure à celle des témoins.

2) L'absence d'hôte un jour sur deux ne modifie également pas le potentiel reproducteur des Ooencyrtus. L'examen des graphiques de la figure 15 montre que la ponte se maintient à un niveau supérieur à celui des femelles disposant quotidiennement d'oeufs d'Aelia. On pourrait donc penser à un fonctionnement ovarien continu avec rétention des oeufs formés en l'absence de l'hôte. Dans ces conditions, la production d'oeufs les jours de présence de l'hôte devrait être égale au nombre d'oeufs formés la veille ajouté à celui de la ponte de la journée. Les taux de ponte théoriques (TPT) comparés aux taux de ponte réels (TPR) font apparaître cependant quelques différences.

	O. fecundus		O. nigerrimus		O. telenomicida	
	TPT	TPR	TPT	TPR	TPT	TPR
3è jour	22,3	19,2	22,2	17,9	18,7	10,4
5è jour	26,9	16,0	23,9	19,9	19,3	10,3
7è jour	22,3	15,7	17,6	12,0	17,1	14,0
9è jour	15,8	18,6	13,2	12,6	13,1	10,4
11è jour	10,5	18,6	11,3	13,7	13,9	14,4
13è jour	8,3	15,3	7,7	12,9	9,5	11,1
15è jour	3,0	13,6	1,4	10,6	7,9	13,1
17è jour	1,2	12,5	-	7,6	3,6	10,8
19è jour	1,4	9,9	-	5,6	1,0	6,9

Durant les deux premiers jours, le taux de ponte réel est inférieur au taux de ponte théorique ; il en résulte un déficit de ponte par rapport aux femelles témoins, déficit qui se trouve progressivement comblé à partir du onzième jour de la vie imaginale.

Ces résultats tendraient à prouver que la capacité de stockage des oeufs mûrs dans les ovaires est limitée chez les Ooencyrtus ; on pourrait cependant attribuer le déficit de ponte enregistré durant les dix premiers jours à l'existence d'un nombre maximum d'ovipositions pouvant être effectué par le parasite dans une journée. Le rythme de ponte d'un parasite ne peut en effet s'amplifier au-delà d'une certaine limite comme l'ont montré TIMBERGEN & KLOMP (1960), même s'il dispose d'un stock d'oeufs important.

3) La ponte des femelles (A) privées d'hôte deux jours sur trois est significativement inférieure à celle des femelles (B) qui en sont pourvues quotidiennement.

La figure 15 permet encore de constater que le niveau de ponte des femelles A est constamment supérieur à celui des femelles B.

Les taux de ponte réels (TPR) comparés aux taux de ponte théoriques (TPT) sont les suivants :

	O. fecundus		O. nigerrimus		O. telenomicida	
	TPT	TPR	TPT	TPR	TPT	TPR
4è jour	36,8	18,9	33,1	18,4	28,3	10,8
8è jour	34,7	16,9	30,6	16,2	26,8	15,2
12è jour	21,2	14,3	17,9	15,2	20,2	17,4
16è jour	13,4	12,0	14,3	15,3	16,3	14,4
20è jour	4,0	8,3	1,4	8,6	9,9	12,6
24è jour	1,6	7,3	-	3,0	2,6	7,4
28è jour	0,3	3,0	-	1,3	0,8	3,7

L'impossibilité pour les femelles A de dépasser un nombre maximum d'ovipositions par jour engendre, durant les deux premières semaines de la vie imaginale, un déficit de ponte par rapport aux femelles B, déficit qui ne peut être comblé par la suite en raison d'une part du nombre de jours de ponte insuffisant dont disposent les femelles A et d'autre part de la réduction de l'activité de ponte que l'on enregistre généralement avec l'âge.

4) L'absence d'hôte durant les premiers jours de la vie imaginale ne provoque aucune baisse de fécondité. Sur les graphiques de la figure 16, cette absence se traduit par une activité de ponte portée à son paroxysme le premier jour où les femelles sont en contact avec l'hôte. Dès le deuxième jour, l'activité de ponte décroit pour atteindre une amplitude normale, la courbe d'oviposition se superposant alors plus ou moins à celle des femelles témoins. On constate par ailleurs, que dans le cas d'une absence initiale prolongée de l'hôte (12 jours), la ponte se poursuit jusqu'à la mort des femelles, alors qu'elle cesse plus précocément lorsque le parasite dispose d'oeufs de Punaises durant toute sa vie. Il y aurait donc simplement translation vers la droite de la courbe d'oviposition, le nombre de jours de ponte n'étant pas changé bien que le nombre de jours de présence de l'hôte ait été réduit.

Des dissections effectuées quotidiennement durant les douze premiers jours de la vie imaginale nous ont révélé la possibilité pour les ovaires de stocker de 3 à 5 oeufs mûrs par ovariole soit une capacité de stockage de 30 oeufs au maximum. Ce chiffre peut être atteint dès le cinquième jour puis reste stationnaire. Des colorations au carmain acétique nous ont montré, par ailleurs, qu'aucune oosorption ne se produisait durant cette période. Il semblerait donc que la présence d'oeufs mûrs à la base des ovarioles puisse induire une cessation de l'ovogenèse ou tout au moins un ralentissement de la croissance des ovocytes. Cette constatation permet d'appuyer l'hypothèse de FLANDERS (1942) selon laquelle certaines espèces peuvent voir le fonctionnement de leurs ovaires temporairement inhibé à la suite d'une absence prolongée de l'hôte, ces espèces étant alors dans un état de "castration temporaire" (Phasic castration).

INFLUENCE DE LA DATE D'INTRODUCTION DU PREMIER HOTE SUR LA FECONDITE DES OOENCYRTUS

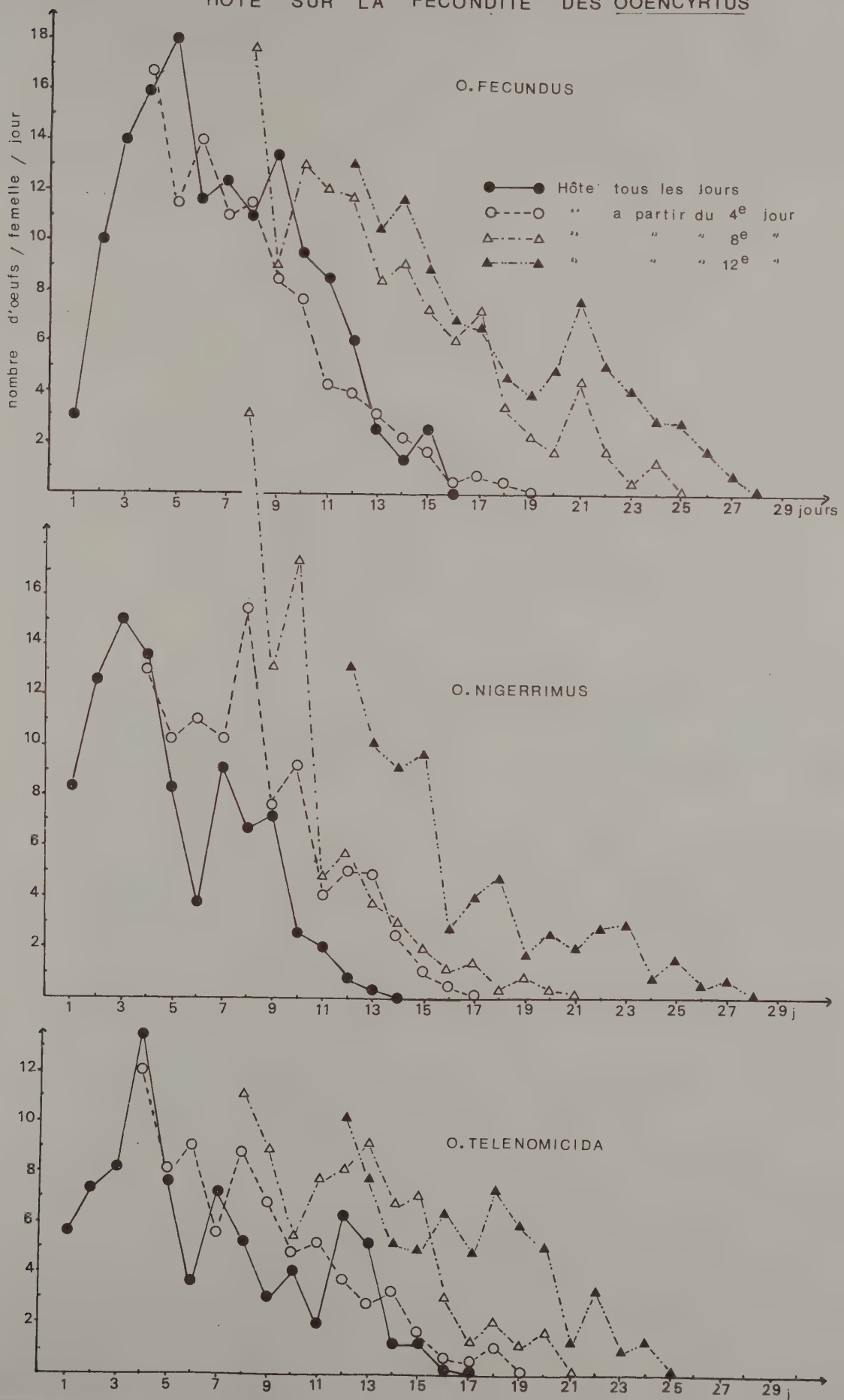


fig 16

C H A P I T R E VI

INFLUENCE DES FACTEURS ABIOTIQUES SUR LA LONGEVITE

Dans la notion de longévité il est possible de distinguer, d'une part une longévité physiologique ou longévité maximum, d'autre part une longévité écologique ou longévité réelle qui dépend des conditions de vie et de milieu (PESSON, 1965).

Contrairement à la longévité physiologique qui est un caractère spécifique assez stable, la longévité écologique peut varier dans de grandes limites sous l'influence de divers facteurs extrinsèques dont les plus importants sont la température et la nourriture. L'étude de ces variations, en fonction des facteurs climatiques notamment, présente un grand intérêt en matière de lutte biologique car elle permet d'estimer la fréquence des lachers d'adultes à réaliser pour maintenir un niveau de population convenable.

I - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE :

A) Variations de la longévité en fonction de la température à laquelle sont soumises les femelles :

1) Influence des températures constantes :

a) Cas d'Ooencyrtus fecundus :

a_1. Essai à 25 - 30°

Dans cet essai, nous sommes partis de femelles ayant émergé à 25° que nous avons divisées en 2 groupes de 4 lots chacun, placés respectivement à une température constante de 25 ou 30° et à une humidité relative de 60 %.

1er lot : femelles vierges nourries
2è. lot : femelles vierges non nourries
3è. lot : femelles fécondées nourries
4è. lot : femelles fécondées non nourries.

Chaque lot comporte 10 femelles (1er et 2è. lot) ou 10 couples (3è. et 4è. lot) placés isolément dans des tubes à hémolyse de 9 mm de diamètre et 4 cm de longueur fermés par du coton. Les femelles des lots 1 et 3 sont nourries à l'aide d'un milieu nutritif à base d'eau, d'agar agar, de sucre et de miel et sont régulièrement abreuvées grâce à une petite bande de papier buvard imbibé d'eau. Les femelles des lots 2 et 4 reçoivent uniquement de l'eau. Toutes les 24 heures une ponte fraîche d'Aelia cognata est mise à la disposition de chaque femelle.

Les longévités observées dans chaque cas sont rassemblées dans le tableau 58.

- Tableau 58 -

Influence des températures constantes de 25 et 30° sur la longévité (en log x) de femelles nourries (N) et non nourries (NN) d'O. fecundus.

T°		25°				30°			
Lots		Vierges		fecondées		Vierges		fecondées	
		NN	N	NN	N	NN	N	NN	N
Femelles	1	0,954	1,204	0,602	0,954	0,778	1,000	0,477	0,954
	2	1,000	1,255	0,845	1,230	0,845	1,176	0,845	1,041
	3	1,041	1,301	0,845	1,255	0,903	1,204	0,954	1,041
	4	1,041	1,342	0,903	1,301	1,041	1,255	1,041	1,146
	5	1,176	1,342	1,114	1,322	1,079	1,255	1,176	1,204
	6	1,230	1,362	1,176	1,342	1,079	1,255	1,204	1,204
	7	1,279	1,431	1,204	1,398	1,146	1,255	1,255	1,279
	8	1,362	1,477	1,279	1,447	1,204	1,362	1,255	1,362
	9	1,380	1,491	1,279	1,491	1,255	1,380	1,301	1,380
	10	1,431	1,518	1,322	1,518	1,431	1,431	1,342	1,415
Total		11,895	13,725	10,569	13,261	10,763	12,575	10,852	12,027
Effectif		10	10	10	10	10	10	10	10
Moyenne		1,189	1,372	1,057	1,326	1,076	1,257	1,085	1,203
Variance		0,030	0,011	0,059	0,026	0,039	0,015	0,071	0,025

Pour étudier l'influence de la température, de la nourriture et de l'accouplement sur la longévité, ainsi que les interactions possibles entre ces différents facteurs, nous avons dressé le tableau d'analyse de la variance ci-après.

- Tableau d'analyse de la variance -

Source de variation	Somme des carrés des écarts	d.l.	Carré moyen	F calculé	F tabulaire d.l.	F tabulaire 0,05	F tabulaire 0,01	Conclusions
A(25/30°)	0,131	1	0,131	3,85	1/72	3,98	7,00	NS
B (V/F)	0,064	1	0,064	1,88	-	-	-	NS
AB	0,022	1	0,022	0,65	-	-	-	NS
C(NN/N)	0,705	1	0,705	20,73	-	-	-	HS
AC	0,029	1	0,029	0,85	-	-	-	NS
BC	0,000	1	0,000	0,00	-	-	-	NS
ABC	0,028	1	0,028	0,82	-	-	-	NS
Résidu	2,483	72	0,034					

L'analyse statistique ne décèle aucune différence significative entre les longévités des femelles élevées respectivement à 25 et 30°. Il en est de même pour les femelles vierges et les femelles fécondées. Il existe, par contre, une différence hautement significative entre les femelles nourries et les femelles non nourries.

a_2 - Essai à 20 - 35°

Cet essai dans lequel nous avons utilisé uniquement des femelles nourries, a été réalisé en même temps que le précédent et nous a permis ainsi de comparer la longévité aux 4 températures constantes de 20 - 25 - 30 et 35°.

Nous avons également cherché à comparer la longévité de femelles (A) disposant quotidiennement de pontes fraîches d'Aelia cognata et de femelles (B) qui en sont privées durant toute leur vie. Toutes les données obtenues figurent au tableau 59.

- Tableau 59 -

Influence des températures constantes de 20-25-30 et 35° sur la longévité (en log x) de femelles d'O. fecundus en présence (A) et en l'absence (B) de pontes Aelia.

T°	20°		25°		30°		35°	
Femelles	A	B	A	B	A	B	A	B
Total	8,054	30,949	26,986	34,593	24,602	28,123	5,788	8,037
Effectif	5	20	20	30	20	30	5	10
Moyenne	1,610	1,547	1,349	1,153	1,230	0,937	1,158	0,804
Variance	0,002	0,014	0,018	0,017	0,019	0,009	0,007	0,015

L'analyse statistique à l'aide du critérium F de SNEDECOR permet d'énoncer les conlusions suivantes :

- Les longévités des femelles A et B ne sont pas significativement différentes à 20° (F calculé = 1,353 ; F à 0,05 = 4,28) mais le sont hautement à 25° (F calculé = 26,492 ; F à 0,01 = 7,18), 30° (F calculé = 78,334 ; F à 0,01 = 7,18) et 35° (F calculé = 32,689 ; F à 0,01 = 9,07).

- La longévité des femelles A élevées à 20° est très significativement supérieure à celle des femelles A élevées à 25° (F calculé = 17, 69 ; F à 0,01 = 7,88).

- La longévité des femelles A élevées à 25° n'est pas significativement différente de celle des femelles A élevées à 30° (F calculé = 3,85 ; F à 0,05 = 3,98).

- La longévité des femelles A élevées à 35° est significativement inférieure à celle des femelles A élevées à 30° (F calculé = 4,404 ; F à 0,05 = 4,28) et très significativement inférieure à celle des femelles A élevées à 25° (F calculé = 8,98 ; F à 0,01 = 7,88).

b) Cas d'Ooencyrtus nigerrimus :

b_1. Essai à 25 - 30°

Le protocole expérimental est identique à celui indiqué pour O. fecundus. Les résultats sont consignés dans le tableau 60.

- Tableau 60 -

Influence des températures constantes de 25 et 30° sur la longévité (en log x) de femelles nourries (N) et non nourries (NN) d'O. nigerrimus.

		25°				30°			
		Vierges		Fécondées		Vierges		Fécondées	
		NN	N	NN	N	NN	N	NN	N
Femelles	1	1,000	1,146	0,845	1,041	0,699	1,146	0,477	1,000
	2	1,000	1,204	0,903	1,079	0,699	1,230	0,602	1,041
	3	1,041	1,230	0,903	1,230	0,699	1,230	0,699	1,146
	4	1,079	1,362	0,903	1,279	0,778	1,255	0,778	1,146
	5	1,146	1,362	1,000	1,279	0,778	1,279	0,845	1,230
	6	1,176	1,380	1,041	1,362	0,778	1,301	1,000	1,230
	7	1,204	1,380	1,079	1,415	0,846	1,301	1,000	1,255
	8	1,204	1,415	1,114	1,447	0,845	1,301	1,041	1,255
	9	1,230	1,477	1,114	1,491	1,041	1,322	1,041	1,342
	10	1,279	1,518	1,176	1,518	1,041	1,380	1,079	1,380
Total		11,360	13,475	10,079	13,142	8,204	12,746	8,563	12,028
Effectif		10	10	10	10	10	10	10	10
Moyenne		1,136	1,347	1,008	1,314	0,820	1,275	0,856	1,203
Variance		0,010	0,014	0,013	0,027	0,016	0,004	0,044	0,015

- Tableau d'analyse de la variance -

Source de variation	Somme des carrés des écarts	d.l.	Carré moyen	F				Conclusions
				calculé	tabulaire			
					d.l.	0,05	0,01	
A(25/30°)	0,531	1	0,531	29,50	1/72	3,98	7,00	HS
B (V/F)	0,049	1	0,049	2,72	-	-	-	NS
AB	0,019	1	0,019	1,05	-	-	-	NS
C(NN/N)	2,178	1	2,178	120,72	-	-	-	HS
AC	0,100	1	0,100	5,55	-	-	-	S
BC	0,000	1	0,000	0,00	-	-	-	NS
ABC	0,051	1	0,051	2,83	-	-	-	NS
Résidu	1,292	72	0,018					

Il existe une différence hautement significative entre les longévités des femelles élevées respectivement à 25 et 30°. Il en est de même pour les femelles nourries et les femelles non nourries. L'accouplement n'a, par contre, aucun effet significatif sur la longévité.

On note, par ailleurs, une interaction entre la température et la nourriture. L'étude de cette interaction indique que :

- L'influence de la nourriture sur la longévité est plus accentuée à 30° qu'à 25°.

- L'influence de la température sur la longévité se fait mieux sentir sur les femelles non nourries que sur les femelles nourries.

b_2. Essai à 20 - 35°

Cet essai complète le précédent et permet d'étudier l'influence des 4 températures constantes de 20 - 25 - 30 et 35° sur la longévité des mâles (M) et des femelles (F).

Nous avons également analysé l'effet de la ponte sur la longévité en comparant la durée de vie de femelles (A) disposant quotidiennement de pontes fraîches d'Aelia cognata et de femelles (B) qui en sont privées durant toute leur vie.

Les résultats sont rassemblés dans le tableau 61.

- Tableau 61 -

Influence de la température et de la ponte sur la longévité (en log x) des mâles (M) et des femelles (F) d'O. nigerrimus, en présence (A) et en l'absence (B) de pontes d'Aelia.

T°	20°			25°		
	A	B		A	B	
	F	F	M	F	F	M
Total	9,311	29,777	14,204	26,617	45,146	15,390
Effectif	6	20	10	20	39	15
Moyenne	1,552	1,489	1,420	1,331	1,157	1,026
Variance	0,028	0,018	0,015	0,020	0,054	0,014

- Tableau 61 (suite) -

T°	30°			35°		
	A	B		A	B	
	F	F	M	F	F	M
Total	24,774	33,920	9,141	65,240	17,981	7,031
Effectif	20	34	11	6	20	10
Moyenne	1,239	0,998	0,831	1,087	0,899	0,703
Variance	0,010	0,034	0,012	0,056	0,033	0,012

L'analyse stastitique à l'aide du test F aboutit aux conclusions suivantes :

- Les longévités des femelles A et B ne sont pas significativement différentes à 20° (F calculé = 0,896 ; F à 0,05 = 4,26) mais le sont à 25° (F calculé = 9,199 ; F à 0,01 = 7,08), 30° (F calculé = 29,035 ; F à 0,01 = 7,25) et 35° (F calculé = 4,353 ; F à 0,05 = 4,26).

- La longévité des femelles B est significativement supérieure à celle des mâles aux températures de 25° (F calculé = 4,54 ; F à 0,05 = 4,04), 30° (F calculé = 8,680 ; F à 0,01 = 7,31) et 35° (F calculé = 9,825 ; F à 0,01 = 7,64). Aucune différence significative n'apparaît, par contre, à 20° (F calculé = 1,786 ; F à 0,05 = 4,20).

- La longévité des femelles A élevées à 20° est très significativement supérieure à celle des femelles A élevées à 25° (F calculé = 10,520 ; F à 0,01 = 7,82).

- La durée de vie des femelles A élevées à 25° est nettement plus grande que celle des femelles A élevées à 30° (F calculé = 29,50 ; F à 0,01 = 7,00).

- La longévité des femelles A élevées à 30° est significativement supérieure à celle des femelles A élevées à 35° (F calculé = 5,344 ; F à 0,05 = 4,26).

c) Cas d'Oencyrtus telenomicida :

c_1. Essai à 25 - 30°.

Les résultats, exprimés en données logarithmiques, sont groupés dans le tableau 62.

- Tableau 62 -

Influence des températures constantes de 25 et 30° sur la longévité (en log x) de femelles nourries (N) et non nourries (NN) d'O. telenomicida.

		25°				30°			
		Vierges		Fécondées		Vierges		Fécondées	
		NN	N	NN	N	NN	N	NN	N
Femelles	1	0,602	1,041	0,477	1,000	0,301	0,699	0,477	0,602
	2	0,602	1,114	0,602	1,000	0,602	1,000	0,477	0,845
	3	0,699	1,176	0,602	1,146	0,602	1,041	0,602	0,845
	4	0,699	1,362	0,602	1,176	0,602	1,079	0,602	1,000
	5	0,699	1,362	0,602	1,279	0,602	1,114	0,602	1,041
	6	0,778	1,362	0,602	1,342	0,602	1,114	0,602	1,041
	7	0,778	1,431	0,602	1,398	0,602	1,230	0,699	1,146
	8	0,845	1,431	0,602	1,431	0,602	1,301	0,699	1,146
	9	0,903	1,447	0,699	1,431	0,699	1,342	0,778	1,204
	10	1,041	1,447	0,845	1,447	0,699	1,362	0,778	1,380
Total		7,647	13,174	6,235	12,651	5,913	11,283	6,317	10,252
Effectif		10	10	10	10	10	10	10	10
Moyenne		0,765	1,317	0,629	1,265	0,591	1,128	0,632	1,025
Variance		0,019	0,023	0,009	0,030	0,012	0,039	0,011	0,048

- Tableau d'analyse de la variance -

Source de variation	Somme des carrés des écarts	d.l	Carré moyen	F				Conclusions
				calculé	tabulaire			
					d.l	0,05	0,01	
A(25/30°)	0,442	1	0,442	18,42	1/72	3,89	7,00	HS
B (V/F)	0,082	1	0,082	3,42	-	-	-	NS
AB	0,021	1	0,021	0,87	-	-	-	NS
C(NN/N)	5,643	1	5,643	235,12	-	-	-	HS
AC	0,087	1	0,087	3,62	-	-	-	NS
BC	0,004	1	0,004	0,17	-	-	-	NS
ABC	0,067	1	0,067	2,79	-	-	-	NS
Résidu	1,721	72	0,024					

L'analyse statistique montre une différence hautement significative entre les longévités des femelles élevées respectivement à 25° et 30°.

La longévité des femelles nourries est de même nettement supérieure à celle des femelles non nourries.

L'accouplement n'exerce, par contre, aucun effet significatif sur la longévité.

c_2. Essai à 20 - 35°.

Cet essai permet, avec le précédent, de voir l'influence des températures constantes de 20-25-30 et 35° sur la longévité des mâles (M) et femelles (F) d'O. telenomicida. L'étude

comparative de la longévité des femelles pourvues (A) et non (B) en pontes d'Aelia cognata a été également réalisée à l'occasion de cet essai. Le tableau 63 indique l'ensemble des résultats obtenus.

- Tableau 63 -

Influence de la température et de la ponte sur la longévité (en log x) des mâles (M) et des femelles (F) d'O. telenomicida, en présence (A) et en l'absence (B) de pontes d'Aelia.

T°	20°			25°		
	A	B		A	B	
	F	F	M	F	F	M
Total	10,861	35,248	14,123	25,825	25,228	14,111
Effectif	6	20	8	20	28	15
Moyenne	1,810	1,762	1,765	1,291	0,901	0,941
Variance	0,008	0,009	0,005	0,026	0,035	0,079

- Tableau 63 (suite) -

	30°			35°		
	A	B		A	B	
	F	F	M	F	F	M
Total	21,535	27,625	9,255	5,076	10,912	4,958
Effectif	20	30	10	6	20	10
Moyenne	1,077	0,921	0,925	0,846	0,545	0,496
Variance	0,044	0,056	0,008	0,037	0,015	0,044

L'étude statistique des résultats figurant dans ce tableau permet d'énoncer les conclusions suivantes :

- La longévité des femelles A est très significativement supérieure à celle des femelles B aux températures respectives de 25° (F calculé = 20,996 ; F à 0,01 = 7,25), 30° (F calculé = 5,714 ; F à 0,01 = 5,08) et 35° (F calculé = 21,605 ; F à 0,01 = 7,82). Aucune différence significative n'apparaît, par contre, à 20° (F calculé = 0,009 ; F à 0,05 = 4,26).

- La longévité des femelles B n'est pas significativement différente de celle des mâles aux températures respectives de 20° (F calculé = 0,006 ; F à 0,05 = 4,26), 25° (F calculé = 0,140; F à 0,05 = 4,08), 30° (F calculé = 0,004 ; F à 0,05 = 4,08) et 35° (F calculé = 0,686 ; F à 0,05 = 4,20).

- La longévité des femelles A élevées à 20° est très significativement supérieure à celle des femelles A élevées à 25° (F calculé = 56,244 ; F à 0,01 = 7,82).

- La durée de vie des femelles élevées à 25° est nettement plus grande que celle des femelles élevées à 30° (F calculé = 18,42 ; F à 0,01 = 7,00).

- La longévité des femelles A élevées à 30° est significativement supérieure à celle des femelles élevées à 35° (F calculé = 5,780 ; F à 0,05 = 4,26).

2) Influence des températures alternées :

Pour tester l'influence des températures alternées sur la longévité de O. fecundus, nous sommes partis d'un groupe de femelles ayant émergé à 30° et nous les avons réparties en 3 lots de cinq femelles chacun :

Lot A : développement imaginal à 30°
Lot B : développement imaginal à 35°
Lot C : développement imaginal aux températures alternées de 30 et 35° (période de 24 heures).

Les résultats, exprimés en données logarithmiques, sont consignés dans le tableau 64.

- Tableau 64 -

Influence des températures alternées de 30 et 35° sur la longévité de O. fecundus.

Températures		30°	Alt (24-24h)	35°
Femelles	1	1,176	1,204	1,041
	2	1,204	1,279	1,041
	3	1,255	1,322	1,079
	4	1,279	1,342	1,114
	5	1,322	1,342	1,230
Total		6,236	6,489	5,505
Effectif		5	5	5
Moyenne		1,247	1,294	1,101
Variance		0,003	0,003	0,006

Le test F n'indique aucune différence significative entre la longévité des femelles élevées à 30° et celle des femelles soumises aux températures alternées de 30 et 35°. La longévité de ces dernières femelles est cependant significativement supérieure à celle des femelles élevées à la température constante de 35°.

B) Variation de la longévité en fonction de la température de développement préimaginal :

L'essai a consisté à diviser la ponte d'une seule femelle d'Ooencyrtus en trois lots placés respectivement aux

températures constantes de 20° - 30° et 35°. A l'émergence toutes les femelles ont été transférées à 30° et 60 % d'humidité relative pour étudier leur longévité.

Les résultats, en données logarithmiques, figurent au tableau 65.

- Tableau 65 -

Influence de la température de développement préimaginal sur la longévité des Ooencyrtus.

Espèces		O. fecundus			O. nigerrimus			O. telenomicida		
T°		20°	30°	35°	20°	30°	35°	20°	30°	35°
Femelles	1	1,079	1,204	1,114	1,041	1,176	1,079	1,041	1,255	1,079
	2	1,114	1,279	1,114	1,204	1,255	1,146	1,114	1,255	1,146
	3	1,204	1,301	1,230	1,204	1,279	1,146	1,146	1,342	1,230
	4	1,230	1,462	1,301	1,230	1,415	1,176	1,230	1,380	1,230
	5	1,301	1,491	1,301	1,230	1,462	1,204	1,255	1,462	1,322
Total		5,929	6,738	6,060	5,910	6,587	5,752	5,787	6,695	6,008
Effectif		5	5	5	5	5	5	5	5	5
Moyenne		1,186	1,347	1,212	1,182	1,317	1,150	1,157	1,339	1,202
Variance		0,008	0,015	0,009	0,006	0,014	0,002	0,007	0,008	0,008

L'utilisation du test F de SNEDECOR permet d'énoncer les conclusions suivantes :

- La longévité des femelles d'O. fecundus issues des températures respectives de 20-30 et 35° n'est pas significativement différente (F calculé = 3,508 ; F à 0,05 = 3,89).

- Une différence significative entre les longévités des femelles ayant effectué leur développement préimaginal respectivement à 20 - 30 et 35° existe dans le cas d'O. nigerrimus (F calculé = 5,256 ; F à 0,05 = 3,89) et d'O. telenomicida (F calculé = 5,632 ; F à 0,05 = 3,89).

Pour ces deux dernières espèces, la comparaison 2 à 2 des longévités moyennes a été réalisée à l'aide du test de KEULS.

- Analyse statistique -

Espèces	O. nigerrimus			O. telenomicida		
Traitements	Moy.	1,150	1,182	Moy.	1,157	1,201
30 - 30°	1,317	0,167	0,135	1,339	0,182	0,138
35 - 30°	1,182	0,032	-	1,201	0,044	-
20 - 30°	1,150	-	-	1,157	-	-
Valeurs de Qi	-	Q_3=3,77	Q_2=3,08	-	Q_3=3,77	Q_2=3,08
Etendues théoriques	-	D_3=0,147	D_2=0,120	-	D_3=0,151	D_2=0,123

La comparaison des écarts entre moyennes avec les étendues théoriques montre que pour les deux espèces en question, il n'y a pas de différence significative entre les longévités des femelles dont le développement préimaginal s'est effectué respectivement à 20° et 35°.

La longévité de ces mêmes femelles est cependant significativement inférieure à celle des femelles ayant émergé à 30°, d'où le classement suivant :

$$[(20\text{-}30°) = (35\text{-}30°)] < (30\text{-}30°).$$

Par rapport aux températures de 20 et 35°, la température de 30° semble donc permettre une meilleure longévité des

femelles qui en sont issues.

C) Conclusions et discussion :

La longévité des insectes augmente généralement lorsque la température décroît (BAUMBERGER, 1914). Ce type de relation a pu être vérifié par JANISCH (1930) sur de nombreuses espèces d'insectes. AHMAD (1936) trouve une dépendance très étroite entre la durée de vie des imagos de Nemeritis canescens GRAV. (Hymenoptera : Ichneumonidae) et la température. Cette durée de vie est, en effet, de 53 jours à + 15° C, de 47 jours à + 18° C, de 40 jours à + 23° C, de 31,7 jours à + 27° C et de 19 jours à + 33° C.

LUND (1938) remarque que la longévité moyenne des femelles de Trichogramma evanescens WESTWOOD (Hymenoptera : Trichogrammatidae) est inversement proportionnelle à la température ; elle est de 17,5 jours à +10° C, de 15,2 jours à + 15° C de 11,2 jours à + 20°, de 6,3 jours à + 25° et de 4,1 jours à + 30°.

INGRAM (1954) signale également que la survie des imagos d'Aedes polynesiensis MARKS (Dip. Culicidae) élevés à une humidité relative optimale est inversement proportionnelle à la température ambiante.

Pour les Ooencyrtus, les longévités moyennes et maximales enregistrées aux 4 températures constantes de 20,25, 30 et 35° ont été les suivantes :

T°	Longévité (en jours)					
	O. fecundus		O. nigerrimus		O. telenomicida	
	Moy.	Max.	Moy.	Max.	Moy.	Max.
20°	41,00	48	37,83	60	65,67	82
25°	23,30	33	22,45	33	20,75	28
30°	17,80	27	17,75	24	13,20	24
35°	14,60	19	13,67	22	7,50	10

Bien que dans le cas d'O. fecundus l'analyse statistique n'ait pas décelé de différence significative entre les longévités des femelles élevées respectivement à 25 et 30°, il est possible de conclure à une diminution régulière de la longévité quand on passe de 20° à 35°. O. telenomicida apparaît comme étant l'espèce la plus sensible aux hautes températures (30 et 35°) mais présente, par contre, une durée de vie remarquable aux basses températures (20°) avec une longévité moyenne de 65,67 jours. Ces résultats sont partiellement en contradiction avec ceux de VOEGELE (1961) qui signale pour O. telenomicida une longévité maximale de 120 jours à 15° C contre 90 jours pour les deux autres espèces, mais semble également indiquer une meilleure longévité à 30° d'O. telenomicida par rapport à O. fecundus (longévité maximale de 37 et 27 jours respectivement) ce qui n'a jamais été constaté dans nos élevages.

La présence de nourriture améliore considérablement la longévité des insectes. AHMAD (1936) constate que N. canescens nourri avec du miel vit en moyenne 40 jours à + 23° C, alors que sa survie ne dépasse pas 4 jours en l'absence de nourriture.

LUND (1938) trouve de même que la durée de vie des femelles de T. evanescens est deux fois plus longue en présence de nourriture qu'en son absence.

L'action de la nourriture sur la longévité des Ooencyrtus a été testée aux deux températures constantes de 25 et 30° ; les durées de vie moyenne (en jours) enregistrées dans le cas des femelles vierges et en présence de l'hôte ont été les suivantes (F = O. fecundus ; N = O. nigerrimus ; T=O. telenomicida) :

	Sans nourriture			Avec nourriture		
	F	N	T	F	N	T
à + 25°	16,60	14,00	6,10	24,20	23,00	21,00
à + 30°	13,10	6,90	4,00	18,70	19,00	14,60

Les femelles nourries ont donc manifesté dans tous les cas une longévité supérieure à celle des femelles non nourries. O. telenomicida semble être l'espèce qui souffre le plus de l'absence de nourriture, la longévité des femelles non nourries étant diminuée de près de 70 % par rapport à celle des femelles nourries.

L'analyse statistique montre, par ailleurs, que dans le cas d'O. nigerrimus l'influence de la nourriture sur la longévité se fait mieux sentir à 30° qu'à 25°. Ceci pourrait s'expliquer par un besoin plus important en éléments nutritifs lorsque la température augmente.

La présence de l'hôte exerce des effets variables sur la longévité des parasites. Dans certains cas, on note une diminution de la longévité par rapport aux femelles privées de la possibilité de déposer leurs oeufs. C'est ainsi que la durée de vie de N. canescens diminue lorsqu'il est en contact avec son hôte Ephestia kühniella ZELLER (Lepidoptera ; Phycitidae) comme l'indiquent les données obtenues par BELING (1932), AHMAD (1936) et MATSUMOTO (1974) sur des femelles vierges nourries avec du miel (A = sans contact avec l'hôte ; B = en contact avec l'hôte).

Température	A	B	Références
18° à 22°	55,7 jours	4,6 jours	BELING
18°	47 jours	31,6 jours	AHMAD
23°	40 jours	20 jours	AHMAD
23,9 ± 2,2°	35 jours	22,6 jours	MATSUMOTO

La réduction de vie que l'on observe en présence de l'hôte pourrait être attribuée à la fatigue du parasite résultant de la ponte. KURSTAK (1951) constate, en effet, que la durée de vie des femelles de N. canescens est d'autant plus courte que le nombre d'hôtes dont elles disposent est plus élevé. C'est ainsi qu'à la température de 20° par exemple, elle est de 18,5 jours pour 50 hôtes et de 14,1 jours pour 200 hôtes en contact, tandis que sans contact la longévité est en moyenne de 22 jours.

Dans d'autres cas, la longévité des femelles semble améliorée en présence de l'hôte. Les femelles vierges de T. evanescens par exemple, vivent 6,4 jours en moyenne lorsqu'elles sont en contact avec des oeufs d'E. khniella, et 4,3 jours seulement en l'absence de ces oeufs (LUND, 1938).

Dans le cas des Ooencyrtus, la présence des oeufs d'Aelia provoque une augmentation de la durée de vie entre 25° et 35°. A la température de 20°, au contraire, le contact avec l'hôte ne semble exercer aucune influence significative sur la longévité des femelles. Les résultats (en jours) sont les suivants :

(F = O. fecundus ; N = O. nigerrimus ; T = O. telenomicida)

T°	Sans contact avec l'hôte			En contact avec l'hôte		
	F	N	T	F	N	T
20°	36,50	32,20	59,05	41,00	37,83	65,67
25°	14,90	16,18	11,32	23,30	22,45	20,75
30°	8,87	10,91	9,27	17,80	17,75	13,20
35°	6,60	8,70	3,65	14,60	13,67	7,50

L'augmentation de la longévité résultant de la présence de l'hôte pourrait être en rapport avec la possibilité pour la femelle de prélever un complément de nourriture aux dépens de l'oeuf d'Aelia en le piquant à l'aide de son ovipositeur et en suçant le vitellus qui s'en écoule. Le contact avec l'hôte permet également de "fixer" les femelles et de les empêcher de s'agiter constamment. A 20°, l'activité des femelles étant très restreinte, un apport supplémentaire d'éléments nutritifs sous forme de vitellus hôte ne s'avère plus indispensable. On observe, en effet, rarement des piqûres nutricielles à cette température.

L'accouplement exerce également des effets variables sur la longévité des insectes. AVIDOV & al. (1967) signalent que les femelles fécondées d'Anagyrus pseudococci GIRAULT (Hym. Encyrtidae) vivent plus longtemps que les femelles vierges (respectivement 13,5 jours et 10,4 jours à la température constante de 26°). LUND (1938) remarque que la longévité des

femelles de T. evanescens n'est pas affectée par l'accouplement quel que soit leur âge ; les mâles privés jusqu'à l'âge de 48 heures de la possibilité de s'accoupler vivent, par contre, plus longtemps que les mâles accouplés dès leur émergence (6,9 jours contre 5,9 jours).

Dans le cas des Ooencyrtus, aucune différence significative n'a été observée entre la longévité des femelles vierges et celle des femelles fécondées.

Les femelles d'insectes vivent généralement plus longtemps que les mâles. Il en est ainsi pour Opius concolor SICULUS (RAGUSA, 1974), Chelonus rufus LYLE (ATWAL & SINGH,1971), A. pseudococci (AVIDOV & al, 1967), T. evanescence (LUND, 1938) et Anopheles pharoensis THEOB (GAABOUB & al, 1970). Selon ces derniers auteurs, l'allongement de la durée de vie des femelles serait en rapport avec le comportement de ponte qui requiert un temps plus long.

L'étude comparée de la longévité des mâles et des femelles dans le cas d'O. telenomicida et d'O. nigerrimus nous a permis d'aboutir aux résultats suivants (en jours) :

T°	O. nigerrimus		O. telenomicida	
	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
20°	32,20	27,30	59,05	59,00
25°	16,18	10,73	11,32	10,60
30°	10,91	6,82	9,27	8,60
35°	8,70	5,20	3,65	3,50

Les femelles d'O. nigerrimus vivent donc plus longtemps que les mâles, même si aucune différence significative n'a été décelée à 20°. Dans le cas d'O. telenomicida, au contraire, la longévité des femelles ne semble pas être significativement différente de celle des mâles, bien que l'écart soit toujours dans le même sens et au profit des femelles.

L'influence des températures alternées sur la longévité des insectes a été peu étudiée. BONNEMAISON (1951) signale cependant que la longévité du Puceron cendré du Chou Brevicoryne brassicae L. est plus grande aux températures alternées qu'aux températures constantes correspondantes. Nous mêmes avons pu tester l'action des températures alternées de 30 et 35° sur la durée de vie d'O. fecundus et enregistré une amélioration de la longévité par rapport aux femelles élevées à la température constante de 35°. Aucune différence significative avec les femelles maintenues constamment à 30° n'a, par contre, été décelée.

L'influence de la température de développement préimaginal sur la longévité des imagos a également fait l'objet de peu d'étude. LUND (1938) constate que la longévité des mâles et femelles de T. evanescens est directement proportionnelle à la température à laquelle s'est effectué leur développement préimaginal ; elle est de 7,9 jours à 30°, de 6,3 jours à 25°, de 6,2 jours à 20° et de 4,7 jours à 15°, dans le cas des femelles.

Nous avons testé sur les Ooencyrtus trois températures de développement préimaginal (20°-30° et 35°) et obtenu à 30° les longévités moyennes (en jours) ci-après :

Températures	O. fecundus	O. nigerrimus	O. telenomicida
20°	15,60	15,40	14,60
30°	23,00	21,40	22,20
35°	16,60	14,20	16,20

Bien que l'analyse statistique n'ait pas révélé de différence dans le cas d'O. fecundus, on note une augmentation de la longévité à 30° par rapport aux deux autres températures.

II - INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES :

L'étude des variations de la longévité des adultes en fonction des facteurs climatiques a été réalisée en procédant à l'élevage en plein air et durant deux années consécutives de nos trois espèces d'Ooencyrtus.

A chaque génération, un nombre variable de mâles et de femelles étaient prélevés et laissés à l'extérieur sous un abri sommaire constitué de roseaux. Tous ces adultes étaient nourris et pourvus en eau, mais certaines femelles (A) recevaient quotidiennement des pontes d'Aelia, tandis que d'autres (B) en étaient privées. Tous les jours, un contrôle de mortalité était effectué.

Les variations journalières de la température et de l'hygrométrie ambiante étaient également suivies à l'aide d'un thermomètre à maxima et minima et d'un thermohygromètre placés sous le même abri que précédemment.

Le tableau 66 indique, pour les différentes générations de l'année 1973, la longévité moyenne des femelles A en fonction de la température moyenne au cours de leur vie.

- Tableau 66 -

Longévité moyenne (L) (en jours) des femelles A (pourvues quotidiennement en pontes d'Aelia), par génération, en fonction de la température moyenne.

Générations	O. fecundus		O. nigerrimus		O. telenomicida	
	L	T°	L	T°	L	T°
F_1	30,0	19,8°C	38,4	21,1°C	32,80	17,4°C
F_2	28,6	21,3°C	33,6	20,5°C	38,40	21,0°C
F_3	19,4	23,3°C	23,4	24,0°C	12,40	24,1°C
F_4	10,2	25,8°C	19,6	23,4°C	17,60	23,4°C
F_5	9,6	26,4°C	11,2	26,3°C	12,20	26,8°C
F_6	9,0	26,8°C	14,4	27,9°C	13,20	26,9°C
F_7	40,8	19,1°C	30,6	21,3°C	40,60	19,5°C
F_8	68,6	13,1°C	38,2	18,5°C	35,20	17,8°C
F_9	91,2	12,1°C	91,2	13,3°C	107,20	11,8°C
F_{10}	105,60	10,3°C	92,6	10,5°C	100,20	10,1°C

L'analyse de ces résultats que nous avons traduits par les graphiques de la figure 17 nous montre que, dans l'ensemble, la longévité des femelles A est inversement proportionnelle à la température moyenne au cours de leur vie. On constate cependant que dans le cas d'O. fecundus la durée de vie imaginale est légèrement plus grande à la F_7 (40,8 jours) qu'à la F_1 (30,0 jours) bien que les températures moyennes soient assez proches (respectivement 19,1°C et 19,8°C). Il semblerait donc que la longévité des femelles puisse être influencée par les conditions de développement préimaginal mais contrairement à la ponte (voir chapitre V), cette influence est nettement inférieure à celle exercée par la température à laquelle sont soumises ces mêmes femelles.

Nous avons également cherché à comparer la longévité des femelles en présence (A) et en l'absence (B) de pontes d'Aelia (tableau 67).

- Tableau 67 -

Etude comparée de la longévité (en jours) des femelles d'Ooencyrtus en présence (A) et en l'absence (B) de pontes d'Aelia.

Gén.	O. fecundus		O. nigerrimus		O. telenomicida	
	A	B	A	B	A	B
F_2	28,60	22,90	33,60	21,83	38,40	23,26
F_3	19,40	11,72	23,40	9,54	12,40	12,00
F_4	10,20	10,73	19,60	12,90	17,60	9,50
F_5	9,60	8,90	11,20	11,30	12,20	12,33
F_6	9,00	9,06	14,40	12,30	13,20	7,23
F_7	40,80	37,76	30,60	20,79	40,60	28,20
F_8	68,60	59,44	38,20	25,96	35,20	28,80
F_9	91,20	73,73	91,20	-	107,20	-
F_{10}	105,60	90,00	92,60	73,71	100,20	85,00

Ce tableau montre que pour les trois espèces et à quelques rares exceptions près, la longévité des femelles A est supérieure à celle des femelles B. Il semble donc que la possibilité de s'alimenter aux dépens du vitellus de l'hôte soit, comme nous l'avons déjà signalé, favorable à la survie des femelles.

L'étude comparée de la longévité des mâles et des femelles n'a pu être réalisée que pour O. nigerrimus et O. telenomicida, les mâles d'O. fecundus s'étant révélés n'apparaître que rarement et en nombre infime dans nos élevages conduits en plein air. Les résultats sont regroupés dans le tableau 68.

VARIATION DE LA LONGEVITE DES OOENCYRTUS SELON LA GENERATION

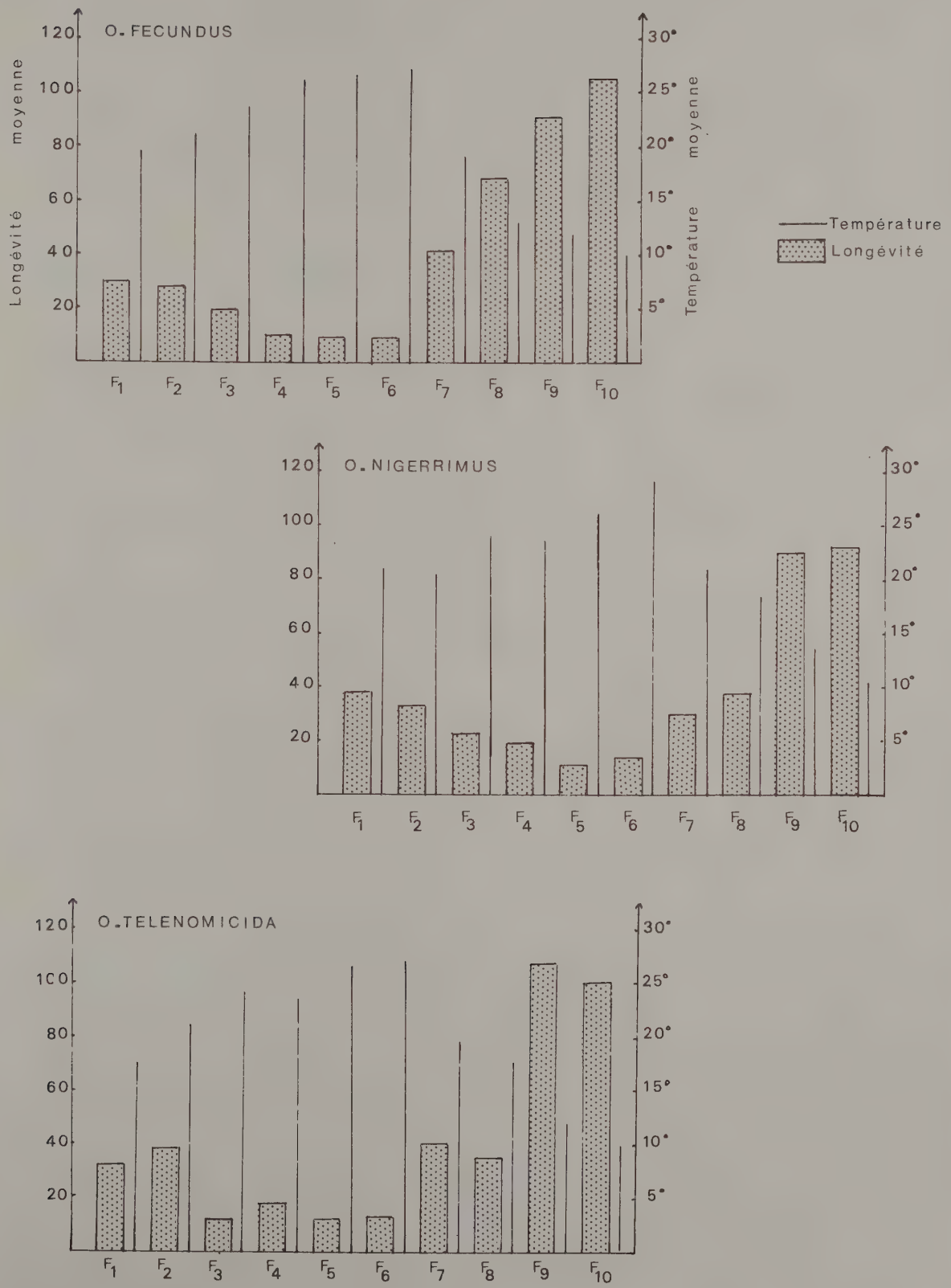


Fig 17

- Tableau 68 -

Comparaison de la longévité (en jours) des mâles et femelles d'Ooencyrtus selon les générations.

Gén.	O. nigerrimus		O. telenomicida	
	Femelles (B)	Mâles	Femelles (B)	Mâles
F_2	21,83	15,23	23,26	21,25
$Test_F$	F_C=43,91 ; $F_{0,05}$=4,08 ; S		F_C = 1,11 ; $F_{0,05}$ = 4,04 ; NS	
F_3	9,54	8,00	12,00	11,12
$Test_F$	F_C= 2,36 ; $F_{0,05}$=4,08 ; NS		F_C = 0,52 ; $F_{0,05}$ = 4,08 ; NS	
F_4	12,90	10,77	9,50	9,23
$Test_F$	F_C= 4,96 ; $F_{0,05}$= 4,77 ; S		F_C = 0,00 ; $F_{0,05}$ = 4,24 ; NS	
F_5	11,30	11,15	12,33	12,18
$Test_F$	F_C= 0,01 ; $F_{0,05}$=4,08 ; NS		F_C = 0,05 ; $F_{0,05}$ = 4,02 ; NS	
F_6	12,30	9,93	7,23	7,28
$Test_F$	F_C= 0,03 ; $F_{0,05}$=4,28 ; NS		F_C = 0,09 ; $F_{0,05}$ = 4,12 ; NS	
F_7	20,79	15,18	28,20	26,47
$Test_F$	F_C= 7,40 ; $F_{0,05}$=4,04 ; S		F_C = 0,10 ; $F_{0,05}$ = 4,35 ; NS	
F_8	25,96	18,00	28,80	28,20
$Test_F$	F_C= 0,84 ; $F_{0,05}$=4,18 ; NS		F_C = 0,28 ; $F_{0,005}$ = 4,67 ; NS	
F_{10}	73,71	-	85,00	85,54
$Test_F$	-		F_C = 0,11 ; $F_{0,05}$ = 4,28 ; NS	

Dans le cas d'O. nigerrimus il est facile de constater que la différence de longévité entre mâles et femelles est toujours au profit de ces dernières. Il semble donc possible de conclure à une plus grande durée de vie des femlles par rapport aux mâles, bien que l'analyse statistique ne révèle parfois aucune différence significative.

Les mâles d'O. telenomicida paraissent, par contre, vivre aussi longtemps que les femelles et ce quelle que soit la génération.

III - INFLUENCE DE L'ALIMENTATION :

Le rôle des facteurs nutritionnels sur la longévité des insectes a été souligné par de nombreux auteurs (LAL & HAQUE, 1955 ; HOUSE, 1956 ; SMITH, 1957 ; LEIUS, 1961 ; LEIUS, 1963 ; CARLE, 1965 ; MICHEL, 1973). MISSONNIER & STENGEL (1966) constatent que les femelles d'Hylemyia antiqua MEIG. (Dip. Muscidae) nourries avec de l'eau sucrée à 10 % ont une longévité normale mais ne pondent pas ; la ponte n'a lieu que si les femelles reçoivent une alimentation complète, à base de lait entier sucré à 10 % et additionné de 5 % de levure sèche ou de pollen. Ils mettent ainsi en relief la possibilité de distinguer entre deux types d'aliments :

- des "aliments énergétiques" utilisés par l'organisme pour assurer sa survie.

- des "aliments plastiques" destinés à permettre la formation de nouveaux tissus.

Dans le cas des insectes entomophages les sources énergétiques les plus courantes et les mieux connues sont le pollen et le nectar de différentes fleurs, ainsi que le miellat de divers insectes suceurs de sève (Cochenilles, Pucerons, Aleurodes, Psylles).

Selon son origine, le pollen se sompose de 20 à 40 % d'hydrates de carbone (fructose, saccharose, raffinose, lactose,

glucose, etc.), 25 à 35 % de protéines, 2 à 4 % d'acides aminés, 1 à 20 % de lipides, 1 à 7 % de matières minérales, ainsi qu'un grand nombre de vitamines du groupe B (BARBIER, 1968 ; PAIN, 1968).

Le nectar est à base essentiellement d'hydrates de carbone (saccharose, fructose, glucose) mais renferme également des acides organiques, des acides aminés, des protéines, des enzymes, des vitamines et des subtances odorantes et aromatiques (ZIEGLER, 1968).

Le miellat des insectes comporte 90 à 95 % d'hydrates de carbone (fructose, glucose, saccharose, tréhalose, fructomaltose et surtout mélèzitose), 0,2 à 1,8 % de matières azotées, des matières minérales, des acides organiques et des enzymes (KLOFT, 1968).

Toutes ces subtances sont donc caractérisées par leur richesse en hydrates de carbone qui constitueraient ainsi le principal facteur énergétique assurant la survie des insectes.

Pour étudier l'incidence de l'alimentation sur la longévité des Ooencyrtus nous avons soumis des femelles néonates aux trois régimes suivants :

1. Agar agar (0,5 g) + miel (20 cc) + eau (50 cc).
2. Agar agar (0,5 g) + saccharose (20 g) + eau (50 cc).
3. Agar agar (0,5 g) + lait écrémé "Regilait" en poudre (10 g) + saccharose (5 g) + eau (50 cc).

L'essai a porté sur 15 femelles d'O. fecundus, 10 femelles d'O. nigerrimus et 10 femelles d'O. telenomicida élevées isolément dans des tubes de verre et régulièrement pourvues en eau. La température ambiante était de 30° C et l'humidité relative de 60 %.

Les différents régimes alimentaires étaient proposés aux Ooencyrtus sous la forme de deux gouttelettes déposées sur une bandelette de papier.

Les longévités enregistrées et exprimées en données logarithmiques sont consignées dans le tableau 69.

- Tableau 69 -

Incidence de l'alimentation sur la longévité des Ooencyrtus (1 = miel ; 2 = saccharose ; 3 = lait sucré)

Espèces		O. fecundus			O. nigerrimus			O. telenomicida		
Régimes		1	2	3	1	2	3	1	2	3
Femelles	1	1,146	0,903	1,000	1,255	0,954	1,204	1,301	0,954	1,380
	2	1,146	0,954	1,041	1,279	1,000	1,322	1,322	1,176	1,380
	3	1,176	1,000	1,079	1,279	1,041	1,322	1,322	1,204	1,398
	4	1,204	1,000	1,204	1,301	1,146	1,362	1,362	1,204	1,415
	5	1,204	1,000	1,230	1,301	1,146	1,362	1,362	1,230	1,431
	6	1,230	1,041	1,255	1,322	1,176	1,431	1,380	1,255	1,447
	7	1,230	1,041	1,279	1,342	1,176	1,431	1,431	1,255	1,462
	8	1,230	1,114	1,279	1,362	1,230	1,447	1,462	1,279	1,477
	9	1,255	1,114	1,279	1,398	1,230	1,447	1,462	1,301	1,477
	10	1,255	1,114	1,301	1,415	1,230	1,447	1,447	1,301	1,491
	11	1,279	1,146	1,322	-	-	-	-	-	-
	12	1,301	1,146	1,431	-	-	-	-	-	-
	13	1,301	1,204	1,431	-	-	-	-	-	-
	14	1,342	1,230	1,447	-	-	-	-	-	-
	15	1,362	1,255	1,462	-	-	-	-	-	-
Total		18,663	16,264	19,042	13,254	11,331	13,776	13,882	12,160	14,360
Effectif		15	15	15	10	10	10	10	10	10
Moyenne		1,244	1,084	1,269	1,325	1,133	1,378	1,388	1,216	1,436
Variance		0,004	0,011	0,021	0,003	0,010	0,006	0,004	0,010	0,002
Test F.		F = 12,68		HS	F = 25,88		HS	F = 24,75		HS

- Analyse statistique -

Espèces	O. fecundus			O. nigerrimus			O. telenomicida		
Traitements	Moy.	1,084	1,244	Moy.	1,133	1,325	Moy.	1,216	1,388
Lait sucré(3)	1,269	0,185	0,025	1,378	0,245	0,053	1,436	0,220	0,048
Miel (1)	1,244	0,160	-	1,325	0,192	-	1,388	0,172	-
Saccharose(2)	1,084	-	-	1,133	-	-	1,216	-	-
Valeur de Qi	-	3,44	2,86	-	3,50	2,90	-	3,50	2,90
Etendues théoriques	-	0,096	0,080	-	0,087	0,072	-	0,080	0,067

La comparaison deux à deux des moyennes montre que, pour les trois espèces étudiées, il n'y a pas de différence significative entre les longévités des femelles élevées respectivement sur lait sucré et sur miel. La longévité de ces mêmes femelles est cependant significativement supérieure à celle des femelles élevées sur saccharose, d'où le classement suivant : (F = O. fecundus, N = O. nigerrimus ; T = O. telenomicida).

F : [Lait sucré (19,53 j.) = Miel (17,73)] < Saccharose (12,47).
N : [Lait sucré (24,20) = Miel (21,30)] < Saccharose (13,90).
T : [Lait sucré (27,40) = Miel (24,70)] < Saccharose (16,80).

Ces résultats ressortent de façon assez nette sur la fig 18. Il semblerait donc que le saccharose soit de valeur énergétique inférieure à celle des autres sucres trouvés dans le lait (lactose) et le miel (glucose + lévulose).

Il est possible également que le saccharose du commerce utilisé, contienne des impuretés qui se soient révélés toxiques à forte dose (cas du régime 2).

INCIDENCE DE L'ALIMENTATION DES ADULTES D'OOENCYRTUS SUR LA MORTALITE

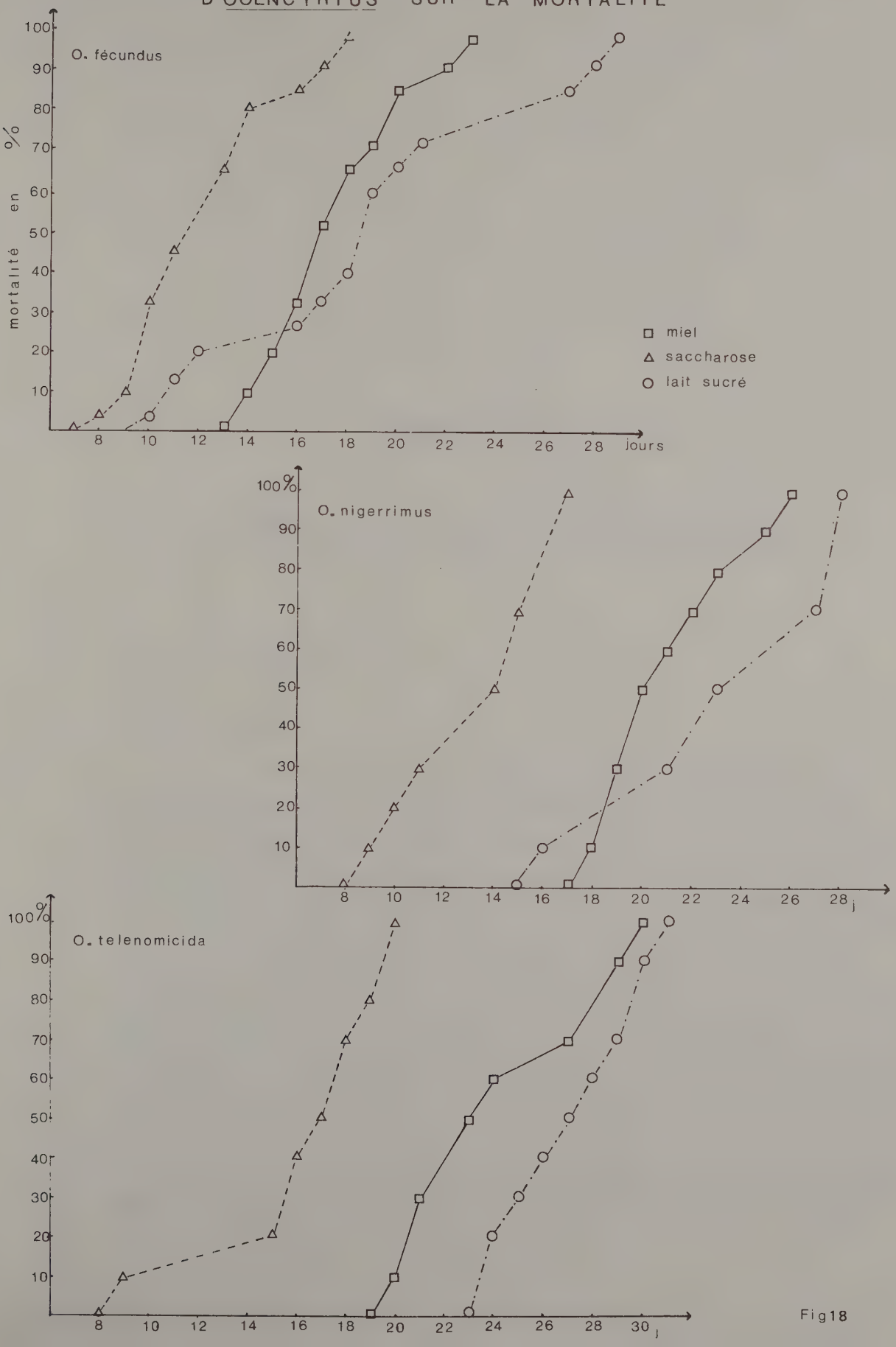


Fig 18

C H A P I T R E VII

INFLUENCE DE L'HOTE SUR LE COMPORTEMENT DE PONTE

I - DECOUVERTE DE L'HOTE :

A) Généralités :

La découverte de l'hôte fait appel à des stimuli d'orientation variables selon les espèces. De nombreux insectes sont attirés par des stimuli visuels. C'est le cas notamment du Hanneton commun Melolontha melolontha L. (COUTURIER & ROBERT, 1955, 1958) qui est capable de repérer à plus de deux kilomètres la silhouette d'arbres isolés ou groupés. Ces arbres sont d'autant plus attractifs qu'ils présentent un profil très découpé et que leur silhouette est plus élevée au-dessus de l'horizon. DEMOULIN (1964) cite également le cas des femelles de la processionnaire du pin Thaumetopoea pityocampa SCHIFF. qui se dirigent de préférence vers les arbres se découpant en silhouette sombre sur fond clair.

Plusieurs insectes phytophages ont été signalés comme étant attirés par la couleur de la plante-hôte. C'est ainsi que

les formes ailées de pucerons sont attirées par le jaune-vert, tandis que certaines Oscinies (Oscinella frit L. et O. pusilla MG) semblent plutôt sensibles à la teinte bleue (MOREAU, 1964). Ce chromatotropisme tel qu'il a été défini par ROTH (1971) a été exploité du point de vue pratique sous forme de pièges colorés permettant des enquêtes écologiques ainsi que des avertissements agricoles en vue de préciser les périodes optimales de traitement.

Certains insectes nocturnes sont susceptibles de détecter, grâce à leurs antennes, le rayonnement infra-rouge émis par la plante-hôte (CALLAHAN, 1973), cette dernière pouvant être facilement caractérisée par son spectre d'émission (CALLAHAN, 1969).

L'attraction des insectes hématophages par leurs hôtes vertébrés fait intervenir des stimuli thermiques dont la perception se réalise au niveau de thermorécepteurs localisés sur les antennes.

D'autres insectes sont attirés par des stimuli olfactifs. L'anhydride carbonique intervient souvent pour les hématophages et a donné lieu à des pièges attractifs utilisant de la neige carbonique. Les larves de taupins sont également attirées vers les racines par un gradient de CO_2 provenant de la respiration de ces racines. Différents composés aromatiques existant dans les plantes ont été cités comme étant à l'origine de l'attraction de tel ou tel insecte phytophage. C'est ainsi que les insectes associés aux Ombellifères sont attirés par le méthylchavicol et le coriandrol, tandis que ceux vivant sur Légumineuses sont attirés par la coumarine. Les Scolytes des Conifères manifestent une orientation positive par des terpènes ; chaque espèce de Conifère est caractérisée par un spectre terpénique défini qui explique la spécificité de tel insecte pour tel arbre.

Dans le cas des entomophages, l'hôte ou la proie étant localisé dans un biotope déterminé, le parasite ou le prédateur doit d'abord découvrir ce biotope puis rechercher ensuite son hôte ou sa proie au sein de ce biotope. Selon SALT (1935) un

certain nombre de parasites seraient beaucoup plus sensibles, tout au moins dans une première étape, aux caractéristiques de l'environnement de l'hôte qu'à l'hôte lui-même. A l'appui de cette assertion nous pouvons citer le cas typique, signalé par DU MERLE (1964), des femelles de Villa hottentota L. (Dip. Bombyliidae) qui projettent leurs oeufs sur les zones bien ensoleillées qui seront choisies de préférence par les larves de T. pityocampa pour s'y nymphoser. De même, certaines Tachinaires de la tribu des Salmaciinae pondent leurs oeufs sur les plantes dont se nourrit l'hôte (HAWLITZKY, 1969) ; l'oeuf éclôt aussitôt qu'il est avalé puis la larve traverse le tube digestif et passe dans la cavité générale.

PICARD & RABAUD (1964) citent également le cas de Bracon variator NEES (Hym. Braconidae) qui parasite différents Diptères et Coléoptères n'ayant d'autre point commun que de vivre dans les fleurs de Composées.

De nombreux parasites sont attirés par l'odeur de la plante sur laquelle se développe l'hôte (CUSHMAN, 1926 ; THORPE & JONES, 1937 ; THORPE & CAUDLE, 1938 ; MONTEITH, 1955 ; NISHIDA, 1956 ; ARTHUR, 1962). La présence d'autres plantes dans le biotope est susceptible de masquer localement cette odeur et de permettre ainsi à une partie de la population hôte d'échapper au parasitisme (MONTEITH, 1960).

Dans le cas des parasites d'insectes saprozoïques, des esssais réalisés par LAING (1937) sur un Braconide, Alysia manducator PANZER, et un Chalcidien, Mormoniella vitripennis WALKER, ont montré que ces parasites étaient attirés par l'odeur de la matière animale, fraîche dans le premier cas, en décomposition dans le second, indépendamment de toute présence de l'hôte

D'autre parasites sont cependant attirés par des stimuli émanant de l'hôte lui-même. Ces stimuli peuvent être de nature visuelle (ULLYETT, 1936), acoustique (VAN DEN ASSEM & KUENEN, 1958 ; RYAN & RUDINSKY, 1962) ou olfactive (PICARD, 1921 ; WILLIAMS, 1951 ; EDWARDS, 1954 ; VINSON & LEWIS, 1965 ; HSIAO & al, 1966 ; VINSON, 1967 ; SPRADBERY, 1970 ; CARTON, 1971-1974).

Pour ce dernier mode de perception, les substances attractives ou "kairomones" ont pu être isolées dans les cas de Trichogramma evanescens WESTW. et d'Orgilus lepidus MUES. respectivement à partir des écailles alaires d'Heliothis zea BODDIE (JONES & al, 1973) et des excréments de Phthorimaea operculella ZELL. (HENDRY & al, 1973).

Il était intéressant de savoir si les parasites oophages des Aelia étaient également guidés dans la recherche de leurs hôtes par des stimuli olfactifs et d'en préciser le provenance. Ces stimuli peuvent en effet provenir soit de la ponte de punaise soit de la punaise elle-même.

B) Mise en évidence d'un stimulus olfactif in vitro :

1) Dispositif expérimental :

Nous avons conçu un appareil constitué d'une boîte cylindrique en matière plastique transparente, de 10 cm de diamètre et 3,5 cm de haut, dont le fond est percé d'un trou dans lequel vient s'adapter, par l'intermédiaire d'un joint en caoutchouc, un flacon destiné à recevoir les parasites. L'extrémité supérieure de la boîte est fermée par un couvercle en matière plastique opaque et dont la partie centrale est remplacée par un treillage métallique très fin de façon à permettre une aération de la boîte. Sur la paroi latérale de la boîte viennent se brancher, à intervalle régulier et par l'intermédiaire d'un embout de liège, dix cubes en bois de 2 cm de côté, largement évidés en tronc de cône et permettant chacun d'assurer une liaison étroite entre la boîte et un tube de verre de 1 mètre de long et 7 mm d'ouverture. L'extrémité apicale de ce tube vient s'encastrer dans un tube en polystyrène de 6 cm de long et 2 cm de diamètre dont le bouchon a été percé et dont le fond a été remplacé par de la mousseline de façon à permettre une circulation d'air d'un bout à l'autre de l'appareil. Les tubes de polystyrène sont destinés à recevoir le matériel supposé attractif, à savoir l'un des lots suivants : 5 pontes d'A. germari, 2 femelles d'A. germari, 5 pontes + 2 femelles d'A. germari.

La répartition était la suivante :

a_1 a_2 - 2 tubes : 5 pontes d'A. germari
b_1 b_2 - 2 tubes : 2 femelles d'A. germari
c_1 c_2 - 2 tubes : 5 pontes + 2 femellles d'A. germari
d_1 d_2 - 2 tubes : passage de punaises
e_1 e_2 - 2 tubes : témoin

Le cas "passage de punaises" consistait à faire traverser à 2 femelles d'A. germari le tube de verre de 1 mètre de long et à les récupérer ensuite.

Les différents tubes étaient répartis au hasard autour de la boîte et l'expérience consistait, après avoir introduit 200 femelles d'Asolcus grandis ou d'O. fecundus dans le flacon placé sous la boîte, à compter au bout d'une heure le nombre de femelles parvenues dans chaque tube de polystyrène. Nous avons cherché à travailler dans un milieu aussi "isotrope" que possible, notamment en matière d'éclairement mais, pour plus de sécurité, nous faisions subir à l'appareil une rotation de 180 ° au bout de la première demi-heure d'expérience.

2) Résultats :

Les résultats sont consignés dans les tableaux 70 et 71.

- Tableau 70 -

Nombre de femelles de O. fecundus parvenues à l'extrémité de chaque tube (a= pontes d'A. germari ; b= femelles d'A. germari ; c= pontes + femelles ; d= passage de punaises ; e = témoin).

Répétitions	a_1	a_2	b_1	b_2	c_1	c_2	d_1	d_2	e_1	e_2
I	6	5	28	18	22	20	24	32	6	8
II	5	3	16	14	14	12	24	17	2	7
III	1	3	14	15	17	21	12	18	5	1
IV	6	9	18	27	15	18	19	21	7	4
V	10	4	20	34	12	31	11	14	3	0
Moyennes	5,20		20,40		18,20		19,20		4,30	

- Tableau 71 -

Nombre de femelles d'A. grandis parvenues à l'extrémité de chaque tube, (a= pontes d'A. germari ; b= femelles d'A. germari ; c=pontes + femelles ; d= passage de punaises ; e= témoin).

Répétitions	a_1	a_2	b_1	b_2	c_1	c_2	d_1	d_2	e_1	e_2
I	6	9	22	17	24	15	14	27	7	4
II	4	0	15	30	18	24	28	16	5	2
III	1	8	18	25	32	18	17	21	6	8
IV	10	3	15	14	23	13	12	25	7	5
V	3	5	20	9	17	22	33	15	4	9
Moyennes	4,90		18,50		20,60		20,80		5,70	

La comparaison deux à deux des moyennes montre qu'il n'y a pas de différence significative au sein des groupes (a,e) et (b,c,d). Par contre, une différence hautement significative au seuil 1 pour 100 existe entre ces 2 groupes.

La femelle d'A. germari, contrairement à sa ponte, exercerait donc une nette influence sur la répartition des parasites entre les différents tubes.

C) Importance du stimulus olfactif en plein champ :

Il s'agissait de tester l'hypothèse d'éventuelles traces laissées par les punaises sur les tiges de blé et permettant au parasite de trouver facilement la ponte.

1) Dispositif expérimental :

Dans un champ de blé tendre, variété 908, au stade de l'épiaison, nous avons installé une cage grillagée de 3,15 x 2,10 x 2,20 m recouverte de fine mousseline. A l'intérieure de cette cage, trois lots de 5 tiges furent isolés dans trois cylindres en matière plastique transparente de 20 cm de diamètre et 1,20 m de hauteur dont l'extrémité inférieure est enfoncée dans le sol et dont l'extrémité supérieure est fermée par un

couvercle à fond en mousseline. Dans chaque cylindre furent introduits 5 couples d'A. germari. Au bout de 48 heures, les Aelia étaient récupérées et les cylindres enlevés. Dans chaque lot on plaçait alors 15 pontes fraîches d'A. germari collées chacune sur un carton. Ces pontes étaient réparties à 3 niveaux différents ; bas, mi-hauteur, et sommet des tiges, à raison de 5 pontes par niveau. Trois lots témoins subirent uniquement ce dernier traitement.

Cent femelles de O. fecundus ou d'A. grandis étaient alors lâchées au centre de la parcelle. Trois jours plus tard les pontes étaient récupérées, mises en tubes de verre fermés par du coton et placés à l'étuve à 30° C dans des boîtes de ZWOLFER où nous avions réalisé une humidité relative de 60 p. 100 à l'aide d'une solution d'acide sulfurique.

Trois thermohygromètres placés à l'intérieur de la cage grillagée et sous abri nous ont permis par ailleurs de suivre les fluctuations de la température et de l'humidité aux trois niveaux précédemment définis.

2) Résultats :

Les pourcentages de parasitisme obtenus aux différents niveaux sont récapitulés dans les tableaux 72 et 73.

- Tableau 72 -

Pourcentage d'oeufs d'A. germari parasités par O. fecundus à différents niveaux de tiges de blé ayant été (a) ou n'ayant pas été (b) en contact avec les punaises.

Répétitions / Niveaux	Nbre. d'oeufs	a			% moyen	b			% moyen
		a_1	a_2	a_3		b_1	b_2	b_3	
Sommet	contrôlés	61	61	55		60	60	65	
	parasités	61	54	43	89,27	10	12	11	17,84
	pourcentages	100,00	88,52	78,18		10,00	18,18	16,92	
Mi-hauteur	contrôlés	61	61	58		57	56	59	
	parasités	58	61	58	98,33	17	8	23	27,91
	pourcentages	95,08	100,00	100,00		29,82	14,29	38,98	
Bas	contrôlés	59	60	59		61	61	61	
	parasités	54	60	49	91,57	5	12	14	16,94
	pourcentages	91,53	100,00	83,05		8,20	19,67	22,95	

Une différence très nette s'observe entre les lots (a) et (b) ; les pontes placées sur les tiges (a) ayant été beaucoup plus parasitées que celles placées sur les tiges témoins.

La comparaison des pourcentages moyens de parasitisme aux 3 niveaux par le criterium χ^2 de PEARSON révèle une différence significative entre le niveau "moyen" et les 2 autres niveaux. Cette différence pourrait s'expliquer par le microclimat de la cage, variable selon la hauteur.

L'analyse des courbes de température et d'hygrométrie données par les 3 thermohygromètres placés à l'intérieur de la cage indique en effet une baisse de température de l'ordre de 2° C quand on passe du niveau haut au niveau moyen et de 3 à 4° C quand on passe du niveau moyen au niveau bas. Inversement,

l'hygrométrie augmente de 5 % du sommet à la mi-hauteur des tiges et de 10 % de la mi-hauteur au bas des tiges. Le sens de ces variations est en accord avec les résultats obtenus à la Station centrale de Bioclimatologie de Versailles et conernant la microclimatologie d'un champ de maïs (CHARTIER & al, 1971 ; BOHOMME & al, 1971 ; PERRIER, 1974).

- Tableau 73 -

Pourcentages d'oeufs d'A. germari parasités par A. grandis à différents niveaux de tiges de blé ayant été (a) ou n'ayant pas été (b) en contact avec les punaises.

Répétitions / Niveaux	Nre. d'oeufs	a				b			
		a_1	a_2	a_3	% moyen	b_1	b_2	b_3	% moyen
Sommet	contrôlés	55	60	59		60	58	59	
	parasités	50	60	43	87,93	15	18	5	21,47
	pourcentages	90,91	100,00	72,88		25,00	31,03	8,47	
Mi-hauteur	contrôlés	62	64	59		60	57	56	
	parasités	62	50	55	90,27	15	17	8	23,12
	pourcentages	100,00	78,13	93,22		31,67	29,82	14,29	
Bas	contrôlés	58	62	61		60	60	60	
	parasités	50	62	51	90,06	19	15	6	22,22
	pourcentages	86,21	100,00	83,61		31,67	25,00	10,00	

La comparaison des pourcentages moyens de parasitisme aux niveaux "bas", "moyen" et "sommet", effectuée comme précédemment, ne révèle cette fois-ci aucune différence significative entre les trois niveaux. Par contre, la même différence très nette s'observe entre les lots (a) et (b).

D) Conclusion :

Ces expériences démontrent que A. grandis tout comme O. fecundus ne sont pas attirés par l'odeur des pontes d'A. germari mais par les traces olfactives laissées par les punaises

adultes. De tels résultats sont à rapprocher de ceux obtenus par VOEGELE (1969) qui constate que les Pentatomides à l'état adulte peuvent exercer soit une attraction, soit une répulsion ou être sans effet vis-à-vis des oophages. Ils rappellent aussi les observations de LAING (1937) sur T. evanescens qui se dirige également préférentiellement vers des surfaces où a séjourné l'hôte (Sitotroga cerealella OLIVIER) sous forme adulte plutôt que vers l'oeuf qui est le stade parasité. Dans ce dernier cas l'existence de kairomones explique le stimulus. Chez les Aelia il reste par contre à préciser l'origine de la substance olfactive émise, sa valeur attractive aux différents stades et sexes de l'hôte ainsi que la taxicinèse qu'elle développe chez le parasite.

II - SELECTION ENTRE HOTES D'AGES DIFFERENTS :

L'état de fraîcheur des oeufs d'Aelia et d'Eurygaster semble exercer une nette influence sur leur degré de parasitisme par les Hyménoptères oophages. SAFAVI (1968) cite ainsi le cas de Trissolcus vassilievi dont les femelles sélectionnent de préférence les oeufs d'Eurygaster n'ayant pas dépassé le stade de blastokinèse. Il en est de même pour Asolcus grandis dont le comportement de ponte diffère de celui des autres espèces du genre (A. basalis, A. djadetschko et A. rufiventris) lesquelles sont susceptibles de parasiter des oeufs-hôtes évolués (VOEGELE, 1970).

Nous avons voulu compléter ces observations en étudiant l'oviposition des Ooencyrtus en présence simultanément de pontes fraîches (0 h), moyennement développées (36 h à 30° C) et très évoluées (stade embryon aux yeux rouges) d'Aelia. L'expérience, réalisée avec 10 femelles isolées recevant chacune quotidiennement une ponte de chaque stade, a permis d'aboutir aux résultats (après transformation logarithmique) indiqués au tableau 74.

- Tableau 74 -

Nombre d'oeufs déposés respectivement sur des pontes fraîches (PF), moyennement développées (PM) et très évoluées (PE) d'Aelia.

Espèces		O. fecundus			O. nigerrimus			O. telenomicida		
	Lots	PF	PM	PE	PF	PM	PE	PF	PM	PE
FEMELLES	1	1,832	1,924	1,518	1,491	1,748	1,230	1,362	1,643	1,716
	2	1,707	1,968	1,653	1,556	1,633	1,447	1,447	1,690	1,785
	3	1,732	1,707	1,279	1,826	1,699	1,255	1,342	1,518	1,633
	4	1,653	1,908	1,431	1,431	1,785	1,415	1,322	1,602	1,699
	5	1,690	1,778	1,544	1,477	1,748	1,415	1,462	1,462	1,663
	6	1,653	1,748	1,518	1,591	1,732	1,518	1,342	1,699	1,623
	7	1,740	1,690	1,176	1,623	1,633	1,301	1,322	1,653	1,929
	8	1,785	1,903	1,756	1,613	1,886	1,415	1,518	1,771	1,832
	9	1,708	1,898	1,623	1,518	1,857	1,518	1,362	1,415	1,602
	10	1,826	1,863	1,724	1,398	1,792	1,580	1,176	1,681	1,771
Total		17,328	18,389	15,223	15,526	17,516	14,096	13,657	16,136	17,255
Effectif		10	10	10	10	10	10	10	10	10
Moyenne		1,733	1,839	1,522	1,553	1,752	1,410	1,366	1,614	1,725
Variance		0,004	0,009	0,034	0,015	0,007	0,013	0,010	0,013	0,011
Test F		F c = 16,067 HS			F c = 24,959 HS			F c = 31,116 HS		

- Analyse statistique -

Espèces			O. fecundus (1)			O.nigerrimus(2)			O.telenomicida(3)		
Traitements			Moy.	1,522	1,733	Moy.	1,409	1,552	Moy.	1,366	1,614
PM(1)	PM(2)	PE(3)	1,839	0,317	0,106	1,752	0,343	0,200	1,725	0,359	0,111
PF	PF	PM	1,733	0,211	-	1,552	0,143	-	1,614	0,248	-
PE	PE	PF	1,522	-	-	1,409	-	-	1,366	-	-
Valeurs de Qi			-	3,38	2,89	-	3,48	2,89	-	3,48	2,89
Etendues théoriques			-	0,139	0,116	-	0,118	0,098	-	0,115	0,095

La comparaison des écarts entre moyennes avec les étendues théoriques permet d'aboutir au classement suivant :

. O. fecundus : PE (35,90 oeufs) < PF (54,60 oeufs) = PM (70,60 oeufs)

. O. nigerrimus : PE (26,50 oeufs) < PF (37,10 oeufs) < PM (57,40 oeufs)

. O. telenomicida : PF (25,57 oeufs) < PM (42,30 oeufs) < PE (54,60 oeufs)

Il semblerait donc que les deux premières espèces aient une préférence pour les pontes moyennement développées, voire fraîches (cas de O. fecundus), tandis que O. telenomicida sélectionnerait surtout les pontes suffisamment évoluées.

III - ETUDE DU SUPERPARASITISME :

A) Pouvoir de discrimination :

De nombreux Hyménoptères parasites ont été signalés comme ayant la faculté de distinguer les hôtes parasités de ceux qui ne le sont pas. Il en est ainsi pour le Mymaride Caraphractus cinctus WALKER (JACKSON, 1966), le Cynipide Pseudeucoila bochei

WELD. (BAKKER & al, 1967), les Trichogrammes T. evanescens WEST. (SALT, 1934, 1936) et T. evanescens minutum RILEY (CHACKO, 1969), les Ichneumonides Pleolophus basizonus GRAV. (PRICE, 1972) et Horogenes chrysostictos GMELIN (FISHER, 1961), le Braconide Orgilus lepidus MUES. (GREANY & al, 1972), les Encyrtides O. kuwanae (LLOYD, 1938) et Metaphycus taxi ALAM (ALAM,1958), les Pteromalides Nasonia vitripennis WALK. (WYLIE, 1970), Pachyneuron minutissimum F. et Asaphes vulgaris WLK. (BROUSSAL, 1966), le Chalcidide Microplectron fuscipennis ZETT. (ULLYETT, 1936), le Scelionide Trissolcus vassilievi MAYR (SAFAVI, 1968) et l'Aphelinide Aphelinus semiflavus HOW. (HARTLEY, 1922). D'autres parasites ne manifestent, par contre, qu'un faible pouvoir de discrimination et tendent même à concentrer leurs oeufs sur certains hôtes. C'est le cas notamment des Ichneumonides Diadromus sp. (LABEYRIE, 1960), D. collaris GRAV.(LLOYD, 1940 ; ATWAL, 1959) et D. subtilicornis GRAW. (LLOYD, 1942), du Braconide Microgaster globatus NEES (LABEYRIE, 1958), de l'Aphidiide Aphidius rapae CURT. et du Charipide Charips ancylocera CAM. (BROUSSAL, 1966).

Pour tester la capacité de discrimination intraspécifique de nos trois Ooencyrtus, nous avons élevé isolément dix femelles de chaque espèce et nous avons mis quotidiennement à la disposition de chaque femelle deux pontes d'Aelia ayant à peu près le même âge et dont l'une avait été préalablement parasitée (parasitisme de moins de 12 heures).

Les pontes étaient retirées toutes les 24 heures et nous procédions alors au décompte respectif des oeufs mono- et super-parasités. Les résultats sont rassemblés dans le tableau 75.

- Tableau 75 -

Pouvoir de discrimination des Ooencyrtus : nombre d'oeufs d'Aelia présentant un (P_1) ou deux (P_2) pédoncules.

Espèces		O. fecundus		O. nigerrimus		O.telenomicida	
Nbre pédoncules		P_1	P_2	P_1	P_2	P_1	P_2
FEMELLES	1	170	25	142	15	102	8
	2	129	19	91	3	118	4
	3	177	32	99	7	97	6
	4	111	14	103	7	88	7
	5	113	17	87	3	105	5
	6	169	30	116	5	81	5
	7	117	4	84	1	57	5
	8	149	14	88	5	72	3
	9	150	15	71	-	73	2
	10	115	5	99	1	79	2
Moyenne		140,00	17,50	98,00	4,70	87,20	4,70

Il apparaît nettement à la lecture du tableau précédent que les femelles des trois espèces d'Ooencyrtus possèdent un pouvoir de discrimination remarquable et évitent, lorsqu'elles ont suffisamment d'hôtes sains à leur disposition, de superparasiter des oeufs présentant déjà un pédoncule.

Selon les espèces d'Hyménoptères, la reconnaissance des hôtes parasités s'effectue par prospection externe ou interne de ces derniers. Dans le premier cas, l'Hyménoptère est susceptible de détecter des traces laissées par la femelle qui

a pondu (SALT, 1937 ; SIMMONDS, 1954 ; LLOYD, 1956 ; SAFAVI, 1968 ; PRICE, 1972) ou bien de percevoir les mouvements de la larve parasite à l'intérieur de l'hôte (ULLYETT, 1936). Dans le second cas, l'hyménoptère est capable lors de la ponte de déceler, grâce à son ovipositeur, d'éventuelles modifications quantitatives ou qualitatives intervenues dans le milieu intérieur de l'hôte. Les changements d'ordre quantitatif peuvent porter, par exemple, sur l'importance du vitellus consommé par la larve oophage (LLOYD, 1938). Quant aux modifications d'ordre qualitatif, elles peuvent résulter soit d'une injection de venin par la femelle pondeuse (JACKSON, 1966, 1969 ; WYLIE, 1970) soit d'une perturbation dans la composition biochimique de l'hémolymphe ayant pour origine la présence d'une larve parasite (BARLOW, 1962 ; BARRAS & al, 1969) ou même d'un oeuf (ROGERS, 1970 ; GANESALINGAM, 1974) à l'intérieur de l'hôte.

Dans le cas des Ooencyrtus, il semblerait que ce soit la présence d'un pédoncule qui permet à la femelle de reconnaître un oeuf déjà parasité. En effet, nous avons constaté à plusieurs reprises que la femelle abandonnait l'oeuf prospecté dès que ses antennes rentraient en contact avec le pédoncule.

B) Influence de la densité relative de l'hôte sur le superparasitisme :

L'étude expérimentale du superparasitisme en fonction du nombre d'hôtes disponibles a été réalisée avec des lots de 5 femelles et s'est prolongée durant toute la vie imaginale de ces dernières. Cinq lots ont été constitués.

Lot A : chaque femelle reçoit quotidiennement 2 pontes d'Aelia soit 24 oeufs.
Lot B : 12 oeufs par femelle et par jour.
Lot C : 6 oeufs par femelle et par jour.
Lot D : 3 oeufs par femelle et par jour.
Lot E : 1 oeuf par femelle et par jour.

Chaque jour les oeufs de la veille étaient disséqués de façon à dénombrer le nombre d'oeufs parasites qu'ils hébergeaient (tableau 76, fig. 19). Les dissections avaient essentiellement pour but de nous permettre de déceler d'éventuelles "grappes" d'oeufs reliés extérieurement à un même pédoncule comme il nous a été donné de l'observer à 2 ou 3 reprises au cours de nos essais.

- Tableau 76 -

Fréquence des oeufs d'Aelia ayant reçu un nombre donné (N) de parasites. Lot A = 24 oeufs d'Aelia / ♀ / j. ; Lot B = 12 oeufs / ♀ / j. ; Lot C = 6 oeufs / ♀ / j. ; Lot D = 3 oeufs / ♀ / j. ; Lot E = 1 oeuf / ♀ / j.

Espèces	O. fecundus					O. nigerrimus					O. telenomicida				
N \ Lots	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E	A	B	C	D	E
0	832	262	75	25	-	685	286	30	22	-	1011	455	46	7	-
1	563	492	203	106	3	570	487	191	21	6	501	480	264	37	6
2	16	57	154	87	14	17	50	168	69	20	8	13	161	76	7
3	3	5	34	70	16		5	68	78	19			19	51	8
4	-		5	30	20			16	44	18			2	33	15
5	2		3	8	12			1	26	13				13	13
6				2	11				16	13				1	14
7				2	16				2	13				1	7
8					9				2	11					7
9					4				2	8					5
10					2					3					4
11					1					2					1
12					1					2					2
13										1					1

INFLUENCE DE LA DENSITE DE L'HOTE SUR LE SUPERPARASITISME

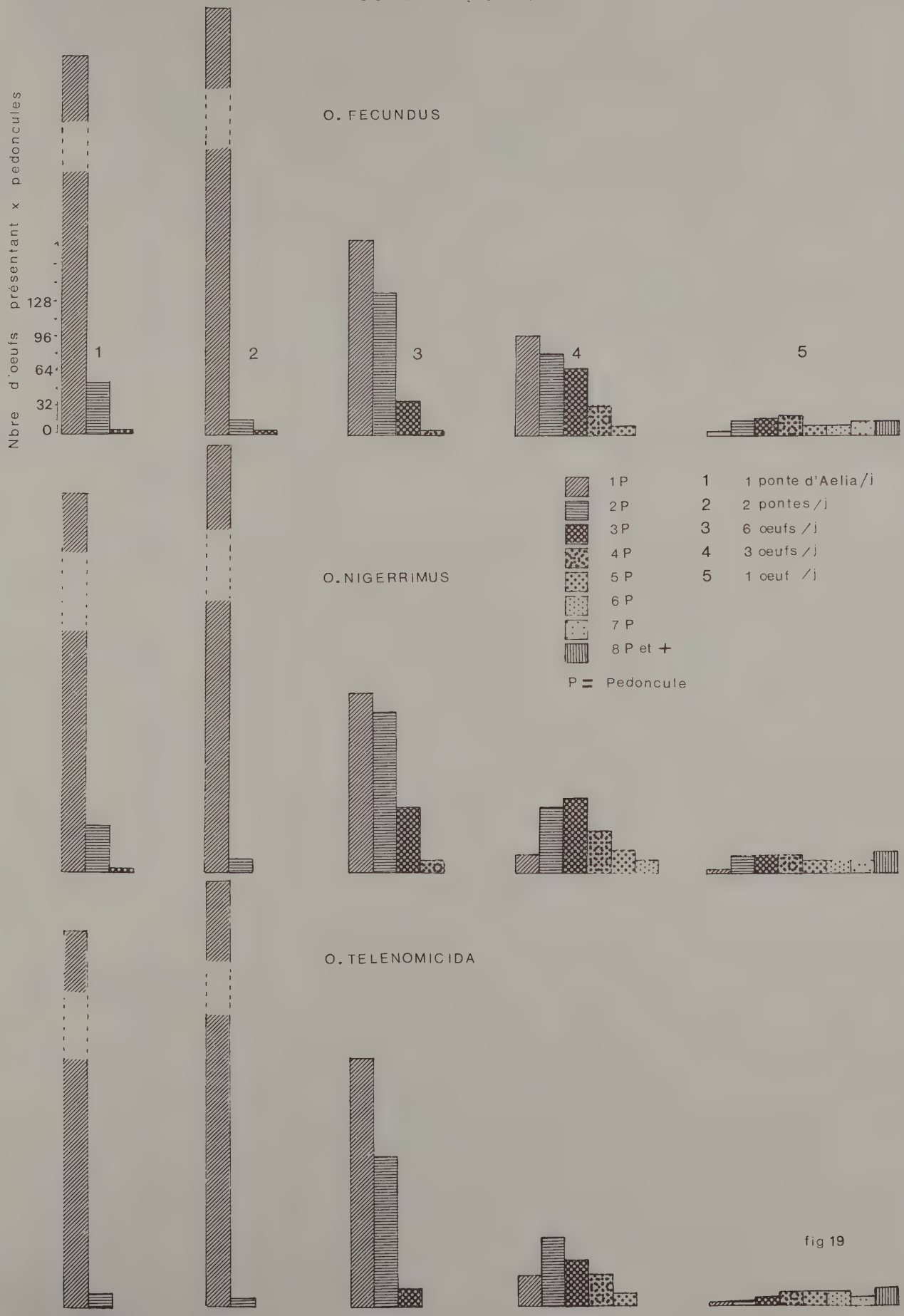


fig 19

Le tableau 76 montre que la tendance au superparasitisme augmente lorsque les oeufs d'Aelia se font rares. Ce superparasitisme ne serait cependant pas la conséquence d'une perte de la faculté de discrimination mais, comme le précise SIMMONDS (1943), d'un besoin physiologique de pondre qui pousse la femelle à parasiter les oeufs dont elle dispose, qu'ils soient parasités ou non.

L'étude de la répartition des effectifs de ponte dans chacune des classes A, B, C et D a été réalisée en testant l'adéquation à un modèle de Poisson (Tableau 76 bis).

- Tableau 76 bis -

Analyse statistique : χ^2 d'ajustement à la loi de Poisson.

Espèces	Classes	Effectif	Moyenne	Variance	χ^2	ddl	Conclusion
O. fecundus	A	1416	0,43362	0,30937	139,44	2	HS
	B	816	0,76103	0,35877	202,43	3	HS
	C	474	1,36709	0,83325	57,57	4	HS
	D	330	2,04848	1,66937	15,26	5	HS
O. nigerrimus	A	1272	0,47484	0,27631	189,16	2	HS
	B	828	0,72705	0,35588	216,12	3	HS
	C	474	1,68776	0,85790	83,45	4	HS
	D	282	2,98936	2,83619	20,91	6	HS
O. telenomicida	A	1520	0,34013	0,23512	108,07	2	HS
	B	948	0,53376	0,27658	203,04	2	HS
	C	492	1,32317	0,50838	159,57	4	HS
	D	219	2,52055	1,59017	21,71	5	HS

L'analyse statistique montre que toutes les distributions ne sont pas conformes à la loi de Poisson.

La répartition des oeufs d'Ooencyrtus dans ceux d'Aelia ne se fait donc pas au hasard. La femelle d'Ooencyrtus aurait plutôt tendance, comme nous avons pu le constater en suivant au microscope stéréoscopique l'évolution du parasitisme dans le temps, à monoparasiter dans une première étape tous les oeufs dont elle dispose puis à les superparasiter d'une façon plus ou moins uniforme.

La fréquence des oeufs reliés au même pédoncule dans les différents lots étudiés a été la suivante :

	O. fecundus	O. nigerrimus	O. telenomicida
Lot A :	5	0	0
Lot B :	1	1	0
Lot C :	4	4	1
Lot D :	23	35	5
Lot E :	27	36	4

Ces nombres indiquent que le phénomène en question se manifeste essentiellement lorsque la densité relative de l'hôte est faible ; il est plus fréquent chez O. fecundus et O. nigerrimus que chez O. telenomicida. Il semblerait donc que nous soyons là en présence d'un autre aspect du superparasitisme dont le mécanisme nous échappe.

C) Influence de l'effet de nombre sur le superparasitisme :

Pour voir si le nombre de femelles en présence n'a pas d'effet quelconque sur la répartition de leurs pontes, nous avons conçu l'expérience suivante :

Pour chaque espèce d'Ooencyrtus, trois lots de femelles ont été constitués :

Lot A : 1 femelle par tube
Lot B : 5 femelles par tube
Lot C : 10 femelles par tube.

Tous les tubes utilisés avaient les mêmes dimensions et recevaient quotidiennement un nombre de pontes d'Aelia pro-

portionnel à celui des femelles qu'ils renfermaient soit 1 ponte pour le lot A, 5 pontes pour le lot B et 10 pontes pour le lot C.

Le tableau 77 récapitule les résultats obtenus.

- Tableau 77 -

Fréquence des oeufs d'Aelia ayant reçu respectivement 0, 1, 2 ou 3 parasites.

Lot A = 1 ♀ / tube ; lot B = 5 ♀ / tube ; lot C = 10 ♀ / tube. N = nombre de parasites.

Espèces	O. fecundus			O. nigerrimus			O. telenomicida		
Lots / N	A	B	C	A	B	C	A	B	C
0	148	2562	3249	212	1874	2975	352	1569	3158
1	598	2078	3058	493	1219	2264	537	1512	2011
2	67	359	663	38	86	120	21	39	67
3	3	41	70	1	1	1	2	-	4
Total	816	5040	7040	744	3180	5360	912	3120	5240

L'hypothèse d'une distribution au hasard des oeufs parasites dans les oeufs hôtes a été testée, comme précédemment, par le calcul du χ^2 (tableau 77 bis).

- Tableau 77 bis -

Analyse statistique : χ^2 d'ajustement à la loi de Poisson.

Espèces	Classes	Effectif	Moyenne	Variance	χ^2	ddl	Conclusion
O. fecundus	A	816	0,90809	0,27007	480,49	3	HS
	B	5040	0,57917	0,43509	215,77	3	HS
	C	7040	0,65256	0,47481	340,80	3	HS
O. nigerrimus	A	744	0,76882	0,28834	317,13	3	HS
	B	3180	0,43836	0,30227	222,95	2	HS
	C	5360	0,46772	0,29491	579,03	3	HS
O. telenomicida	A	912	0,64145	0,28952	286,85	2	HS
	B	3120	0,50962	0,27500	593,17	3	HS
	C	5240	0,41164	0,27240	477,89	2	HS

Dans tous les cas, le χ^2 indique une différence hautement significative par rapport à la loi de Poisson ; l'hypothèse d'une distribution au hasard des oeufs d'Ooencyrtus dans ceux d'Aelia doit donc être rejetée.

L'étude de l'homogénéité des distributions A-B-C permet par ailleurs de conclure à une influence très nette du groupement des femelles sur la répartition de leurs pontes. On trouve en effet au test d'homogénéité :

= 350,5 à 6 d.d.l. pour O. fecundus
= 238,9 à 6 d.d.l. pour O. nigerrimus
= 193,9 à 6 d.d.l. pour O. telenomicida

La fréquence des oeufs reliés au même pédoncule a été la suivante :

	O. fecundus	O. nigerrimus	O. telenomicida
Lot A :	2	0	0
Lot B :	40	23	17
Lot C :	121	56	36

Il semblerait que la présence de plusieurs femelles dans un même tube inciterait ces dernières à relier 2 ou 3 oeufs au même pédoncule.

IV - ETUDE DE L'HYPERPARASITISME :

Divers essais de compétition interspécifique nous ont montré (voir ch. VIII) que les femelles d'Ooencyrtus étaient susceptibles d'hyperparasiter des larves d'Asolcus. Ce phénomène n'intervient cependant que lorsque les femelles n'ont pas le choix ; dans le cas contraire, elles sélectionnent presque toujours des oeufs d'Aelia sains.

Dans les expériences qui vont suivre nous avons voulu étudier la possibilité de développer la tendance à l'hyperparasitisme chez une souche d'Ooencyrtus élevée en permanence et pendant dix générations sur des oeufs d'Aelia renfermant une larve bien développée (L_3) d'Asolcus. A la onzième génération, trois lots de cinq femelles élevées isolèment ont été constituées:

- Lot 1 : chaque femelle reçoit quotidiennement deux pontes fraîches d'Aelia.

- Lot 2 : chaque femelle reçoit quotidiennement deux pontes d'Aelia parasitées par Asolcus.

- Lot 3 : chaque femelle reçoit quotidiennement une ponte fraîche d'Aelia et une ponte d'Aelia parasitée par Asolcus.

Des lots identiques ont été également constitués avec des femelles en provenance d'une souche élevée constamment sur oeufs frais d'Aelia.

Tous les jours nous procédions au décompte du nombre d'oeufs déposés par chaque femelle.

1) Cas de O. fecundus :

Les résultats, après tranformation logarithmique , sont rassemblés dans le tableau 78.

- Tableau 78 -

Variations de l'hyperparasitisme en fonction de la souche d'origine de O. fecundus (A = souche entretenue sur pontes fraîches d'Aelia ; B = souche entretenue sur pontes d'Aelia parasitées par Asolcus).

1 = 2 pontes fraîches d'Aelia (AF) ; 2 = 2 pontes d'Aelia parasitées par Asolcus (AP) ; 3 = 1 ponte fraîche d'Aelia (AF) + 1 ponte d'Aelia parasitée par Asolcus (AP)

Souches		A				B			
Lots		1	2	3		1	2	3	
Hôtes		AF	AP	AF	AP	AF	AP	AF	AP
FEMELLES	1	2,037	1,255	2,004	0,903	1,914	1,724	1,919	1,380
	2	2,100	1,398	2,127	0,903	1,959	1,826	2,004	1,447
	3	2,127	1,505	2,176	1,114	2,075	1,832	2,004	1,462
	4	2,176	1,613	2,187	1,279	2,215	1,875	2,021	1,518
	5	2,299	1,672	2,190	1,380	2,310	1,903	2,079	1,633
Total		10,740	7,443	10,685	5,579	10,473	9,161	10,028	7,442
Effectif		5	5	5	5	5	5	5	5
Moyenne		2,148	1,489	2,137	1,116	2,094	1,832	2,006	1,488
Variance		0,010	0,028	0,006	0,046	0,028	0,005	0,003	0,009

Au bout de 10 générations les femelles B déposent en moyenne 132,00 oeufs par femelle sur pontes fraîches d'Aelia contre 143,60 oeufs pour les femelles A, soit une différence de 11,60 oeufs qui n'est pas significative au seuil 5 % (F calculé= 0,38 ; F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d.l.l.).

Sur pontes d'Aelia parasitées par Asolcus, les femelles B déposent en moyenne 68,60 oeufs par femelle contre 32,60 oeufs pour les femelles A, soit une différence du simple au double qui est hautement significative.

Quand les femelles ont le choix entre des pontes fraîches d'Aelia et des pontes d'Aelia parasitées par Asolcus, celles issues de la souche B pondent en moyenne 102,00 oeufs sur les premières pontes et 31,40 oeufs sur les secondes soit une différence de 70,60 oeufs qui est hautement significative ; de même, les femelles issues de la souche A déposent en moyenne 143,60 oeufs sur pontes fraîches d'Aelia et 32,60 oeufs sur celles parasitées par Asolcus soit une différence de 111,60 oeufs qui est hautement significative.

Il semblerait donc qu'au bout de 10 générations d'élevage continu sur pontes d'Aelia parasitées par Asolcus, les femelles B soient capables d'hyperparasiter davantage ces dernières bien qu'elles continuent à préférer des pontes fraîches lorsqu'elles en ont le choix.

2) Cas de O. nigerrimus :

Le tableau 79 précise, après tranformation logarithmique, les résultats obtenus :

- Tableau 79 -

Variations de l'hyperparasitisme en fonction de la souche d'origine de O. nigerrimus (A = souche entretenue sur pontes fraîches d'Aelia ; B = souche entretenue sur pontes d'Aelia parasitées par Asolcus).

1 = 2 pontes fraîches d'Aelia (AF) ; 2 = 2 pontes d'Aelia parasitées par Asolcus (AP) ; 3 = 1 ponte fraîche d'Aelia (AF) + 1 ponte d'Aelia parasitée par Asolcus (AP).

Souches		A				B			
Lots		1	2	3		1	2	3	
Hôtes		AF	AP	AF	AP	AF	AP	AF	AP
FEMELLES	1	1,929	1,079	1,672	0,602	1,892	1,398	1,819	1,041
	2	1,944	1,176	1,924	0,699	2,017	1,447	1,863	1,079
	3	1,987	1,279	2,021	0,845	2,130	1,462	1,964	1,146
	4	2,041	1,279	2,037	0,903	2,130	1,505	2,057	1,279
	5	2,164	1,380	2,057	0,954	2,061	1,568	2,083	1,301
Total		10,066	6,193	9,712	4,003	10,230	7,381	9,786	5,846
Effectif		5	5	5	5	5	5	5	5
Moyenne		2,013	1,238	1,942	0,801	2,046	1,476	1,957	1,169
Variance		0,009	0,013	0,025	0,021	0,010	0,004	0,013	0,013

Les femelles B déposent en moyenne 113,40 oeufs par femelle sur pontes fraîches d'Aelia contre 105,20 oeufs pour les femelles A, soit une différence de 8,20 oeufs qui n'est pas significative au seuil 5 % (F calculé = 0,287 ; F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d.l.l.).

Sur pontes d'Aelia parasitées par Asolcus, les femelles B déposent en moyenne 30,20 oeufs par femelle contre 17,80 oeufs pour les femelles A, soit une différence de 12,40 oeufs qui est hautement significative au seuil 1 % (F calculé =

16,34 ; F 0,01 = 11,20 pour 1 et 8 d.1.1.).

Quand les femelles ont le choix entre des pontes fraîches d'Aelia et des pontes d'Aelia parasitées par Asolcus, celles issues de la souche B pondent en moyenne 98,20 oeufs sur les premières pontes et 15,20 oeufs sur les secondes, tandis que celles issues de la souche A déposent en moyenne 91,80 oeufs sur pontes fraîches d'Aelia et 6,60 oeufs sur celles parasitées par Asolcus.

Les femelles B continuent donc à préférer les pontes fraîches d'Aelia, mais semblent cependant avoir plus tendance à parasiter les pontes d'Aelia parasitées par Asolcus que les femelles A (15,20 oeufs contre 6,60 oeufs soit une différence de 8,60 oeufs qui est hautement significative au seuil 1 % : F calculé = 19,38 et F 0,01 = 11,20 pour 1 et 8 d.1.1.).

3) Cas de O. telenomicida :

L'ensemble des résultats, après transformation logarithmique, sont groupés dans le tableau 80.

- Tableau 80 -

Variations de l'hyperparasitisme en fonction de la souche d'origine de O. telenomicida (A = souche entretenue sur pontes fraîches d'Aelia ; B = souche entretenue sur pontes d'Aelia parasitées par Asolcus).

1 = 2 pontes fraîches d'Aelia (AF) ; 2 = 2 pontes d'Aelia parasitées par Asolcus (AP) ; 3 = 1 ponte fraîche d'Aelia (AF) + 1 ponte d'Aelia parasitée par Asolcus (AP).

Souches		A				B			
Lots		1	2	3		1	2	3	
Hôtes		AF	AP	AF	AP	AF	AP	AF	AP
FEMELLES	1	1,832	0,699	1,771	0,699	1,869	0,954	1,839	0,954
	2	1,863	1,114	1,832	0,778	1,898	1,079	1,919	1,000
	3	1,886	1,176	1,929	0,845	1,987	1,279	1,954	1,114
	4	1,939	1,322	1,959	0,954	2,100	1,431	1,991	1,146
	5	2,083	1,398	1,973	1,000	2,137	1,568	2,037	1,301
Total		9,604	5,709	9,465	4,276	9,991	6,312	9,741	5,515
Effectif		5	5	5	5	5	5	5	5
Moyenne		1,921	1,142	1,893	0,855	1,998	1,262	1,948	1,103
Variance		0,010	0,074	0,008	0,015	0,014	0,063	0,006	0,018

Les femelles B déposent en moyenne 102,60 oeufs par femelle sur pontes fraîches d'Aelia contre 85,20 oeufs pour les femelles A, soit une différence de 17,40 oeufs qui n'est pas significative au seuil 5 % (F calculé = 1,25 ; F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d.l.l.).

Sur pontes d'Aelia parasitées par Asolcus, les femelles B déposent en moyenne 20,80 oeufs par femelle contre 15,80 oeufs pour les femelles A, soit une différence de 5,00 oeufs qui

n'est pas significative au seuil 5 % (F calculé = 0,53 ; F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d.l.l.).

Quand les femelles ont le choix entre des pontes fraîches d'Aelia et des pontes d'Aelia parasitées par Asolcus, celles issues de la souche B pondent en moyenne 89,80 oeufs sur les premières pontes et 13,20 oeufs sur les secondes, tandis que celles issues de la souche A déposent en moyenne 79,40 oeufs sur pontes fraîches d'Aelia et 7,40 oeufs sur celles parasitées par Asolcus.

Les femelles B continuent donc à manifester une préférence pour les pontes fraîches d'Aelia. Les pontes d'Aelia parasitées par Asolcus semblent cependant être plus fréquemment parasitées par les femelles B que par les femelles A (13,20 oeufs contre 7,40 oeufs soit une différence de 5,80 oeufs qui est significative au seuil 5 % ; F calculé = 9,08 et F 0,05 = 5,32 pour 1 et 8 d.l.l).

Pour les trois espèces d'Ooencyrtus étudiées, il semblerait donc qu'un élevage permanent durant un certain nombre de générations sur pontes d'Aelia parasitées par Asolcus puisse accentuer la tendance à l'hyperparasitisme sans pour autant faire perdre aux femelles la faculté de reconnaître des pontes saines de celles qui ne le sont pas. Les femelles des trois espèces continuent, en effet, à préférer de loin les pontes fraîches d'Aelia lorsque celles-ci leurs sont présentées en même temps que des pontes parasitées.

C H A P I T R E V I I I

COMPETITION INTRA ET INTERSPECIFIQUE

L'étude de la compétition entre les différentes espèces du complexe parasitaire oophage des Punaises des Céréales a été abordée successivement par SAFAVI (1968) et VOEGELE (1970-1973). Ces deux auteurs ont cependant axé leurs recherches essentiellement sur les Hyménoptères Scelionidae, laissant de côté les Hyménoptères Encyrtidae. C'est donc pour combler cette lacune que nous avons entrepris de réaliser les expériences exposées dans le présent chapitre.

I - COMPETITION INTRASPECIFIQUE :

A) Cas de O.fecundus.

Nous avons utilisé pour cette étude des oeufs de S. lynceum qui, comme nous l'avons déjà signalé (chapitre 2), présentent l'avantage d'être complètement hyalins ce qui permet de voir, par transparence, tout ce qui se passe à l'intérieur de l'oeuf.

Les oeufs ont été exposés pendant une heure et à 30°C au parasitisme de O. fecundus puis triés pour ne conserver que ceux présentant un seul pédoncule. Une marque colorée permet de repérer l'emplacement de ce premier pédoncule. Les oeufs sont alors placés à 30° C et 60 % d'humidité relative pendant respectivement 27-40 et 62 heures pour n'être soumis au superparasitisme que lorsque le premier parasite est déjà au stade L_1, L_2 ou L_4.

a) Superparasitisme en présence d'une larve L_1

Chaque oeuf superparasité a été isolé dans un tube à hémolyse puis suivi régulièrement jusqu'au moment de l'émergence des parasites.

L'essai a comporté 22 répétitions sur lesquelles :

. 15 oeufs ont donné naissance au premier parasite, le superparasite ayant été éliminé soit au stade oeuf (9 fois), soit au stade L_1 (3 fois), soit au stade L_2 (3 fois).

. 6 oeufs ont donné naissance à la fois au premier et au second parasite.

. 1 oeuf a donné naissance au second parasite, le premier ayant été détruit au stade L_4.

b) Superparasitisme en présence d'une larve L_2

32 oeufs ont été suivis individuellement et ont permis d'aboutir aux résultats suivants :

. 27 oeufs ont donné naissance au premier parasite, le superparasite ayant été éliminé soit au stade embryonnaire (5 fois), soit au stade de larve L_1 (22 fois).

. 2 oeufs ont donné naissance à la fois au premier et au second parasite.

. 3 oeufs ont conduit à la mort à la fois du premier (au stade L_4) et du second parasite (au stade L_3 ou L_4). Dans un cas la mort est intervenue au moment où le vitellus de l'oeuf hôte avait complètement disparu et dans deux cas, du vitellus

subsistait mais se trouvait complètement solidifié.

c) Superparasitisme en présence d'une larve L_4

Les observations n'ont porté que sur 13 oeufs en raison de la difficulté d'obtenir un superparasitisme à ce stade. Sur ces 13 oeufs :

. 9 ont donné naissance au premier parasite, tous les superparasites ayant été éliminés au stade L_1.

. 2 ont donné naissance uniquement au second parasite qui s'est en fait comporté en hyperparasite à l'égard de sa propre espèce. Nous avons en effet remarqué dès le départ que l'oeuf avait été déposé à l'intérieur de la larve L_4, tout le développement préimaginal s'étant ensuite accompli aux dépens de cette dernière.

. 2 n'ont abouti à aucune émergence, les deux parasites ayant succombé au stade L_4.

Nous voyons donc que plus le décalage entre le premier et le second parasitisme s'accentue, plus les chances du superparasite de parvenir jusqu'au terme de son développement diminuent. L'élimination de ce dernier se fait généralement au stade L_1 mais peut déjà se manifester au stade embryonnaire.

B) Cas de O. nigerrimus.

Comme précédemment, les oeufs de S. lynceum parasités une première fois ont été placés à 30°C et 60 % d'humidité relative pendant respectivement 34, 45, 54 et 64 heures pour n'être exposés au second parasitisme que lorsque le premier parasite est déjà au stade L_1, L_2, L_3 ou L_4.

a) Superparasitisme en présence d'une larve L_1

Nous avons effectué 35 répétitions dont les résultats sont les suivants :

. 12 oeufs ont donné naissance au premier parasite, le superparasite ayant été éliminé au stade oeuf (6 fois), L_1 (1 fois), L_2 (1 fois), L_3 (1 fois), L_4 (2 fois) ou pronymphe (1 fois)

. 21 oeufs ont donné naissance à la fois au premier et au second parasite.

. 2 oeufs ont conduit à la mort, au stade L_4 ou nymphe, des 2 parasites.

b) Superparasitisme en présence d'une larve L_2

L'essai a comporté 36 répétitions sur lesquelles :

. 16 oeufs ont donné naissance au premier parasite, le superparasite ayant été éliminé au stade oeuf (14 fois), L_1 (1 fois) ou L_2 (1 fois).

. 14 oeufs ont donné naissance à la fois au premier et au second parasite.

. 6 oeufs n'ont abouti à aucune émergence, le premier parasite étant mort au stade L_4 (4 fois) ou pronymphe (2 fois) et le second au stade oeuf (4 fois) ou L_4 (2 fois). Dans 4 cas sur 6 il semblerait donc que la mort du premier parasite soit indépendante de toute compétition intraspécifique et dans 2 cas seulement l'élimination relèverait d'un processus d'attaque directe par le second parasite qui a provoqué des blessures mortelles grâce à ses mandibules.

c) Superparasitisme en présence d'une larve L_3

Le superparasitisme devenant plus difficile à réaliser à partir de ce stade, seuls 11 oeufs ont pu être suivis sur lesquels :

. 9 ont donné naissance uniquement au premier parasite, le second ayant été éliminé au stade oeuf (8 fois) ou L_1 (1 fois).

. 2 ont donné naissance à la fois au premier et au second parasite.

d) Superparasitisme en présence d'une larve L_4

Les observations ont porté sur 11 oeufs, avec les résultats suivants :

. 8 oeufs ont donné naissance uniquement au premier parasite, le second étant mort au stade embryonnaire.

. 2 oeufs ont donné naissance à la fois au premier et au second parasite.

. 1 oeuf a conduit à la mort du premier parasite au stade L_4 et du second au stade embryonnaire.

L'ensemble des résultats précédents montrent qu'avec un décalage de 45 heures entre le premier et le second parasitisme, un fort pourcentage de superparasites sont capables de poursuivre leur développement jusqu'au stade imago sans subir d'agression de la part du premier parasite. Pour un décalage plus important (égal ou supérieur à 54 heures), la majorité des superparasites est éliminée au stade embryonnaire. Contrairement à O. fecundus aucun cas d'hyperparasitisme intraspécifique n'a été noté.

II - COMPETITION INTERSPECIFIQUE.

A) Compétition entre les trois espèces d'Ooencyrtus.

Nous avons procédé comme indiqué dans le paragraphe précédent mais en remplaçant les oeufs de Solenostethium par ceux d'Aelia et en utilisant pour le second parasitisme une espèce différente du premier parasite.

1) Cas du couple O. fecundus - O. nigerrimus.

Le tableau 81 indique le nombre d'hôtes ayant donné un imago de l'une ou l'autre des deux espèces, un oeuf d'Aelia ne pouvant assurer le développement que d'un seul individu.

- Tableau 81 -

Résultats de la compétition à différents stades de développement entre O. Fecundus (F) et O. nigerrimus(N

Stades	O. fecundus x O. nigerrimus			O. nigerrimus x O. fecundus		
	Répétitions	Emergences		Répétitions	Emergences	
		F	N		N	F
oeuf	18	17	1	17	2	12
L_1	45	29	5	27	19	3
L_2	52	35	2	53	36	3
L_3	20	10	-	36	22	1
L_4	8	3	-	34	26	6

Le tableau 81 montre que dans le cas d'un superparasitisme immédiat (stade oeuf), la compétition s'effectue presque toujours au profit de O. fecundus. Lorsque le superparasitisme est différé (à partir du stade L_1) on constate, par contre, que le premier parasite a tendance à éliminer le second.

2) Cas du couple O. fecundus - O. telenomicida.

Les résultats du recensement des oeufs ayant donné naissance à l'une ou l'autre des deux espèces sont indiqués dans le tableau 82.

- Tableau 82 -

Résultats de la compétition à différents stades de développement entre O. fecundus (F) et O. telenomicida (T).

Stades	O.fecundus x O.telenomicida			O.telenomicida x O.fecundus		
	Répétitions	Emergences		Répétitions	Emergences	
		F	T		T	F
Oeuf	43	5	22	15	9	2
L_1	10	6	3	17	7	-
L_2	27	10	3	15	10	1
L_3	31	11	4	31	12	1
L_4	38	16	3	22	15	-

Les données du tableau 82 indiquent que dans le cas d'un décalage ne dépassant pas une heure entre le premier et le second parasitisme, la larve de O. telenomicida a tendance à l'emporter sur celle de O. fecundus. Ce résultat pourrait s'expliquer par une plus grande agressivité de la première espèce par rapport à la seconde et ne semble pas, en tout cas, lié à une quelconque précocité de l'éclosion larvaire car les deux espèces ont à peu près la même durée du développement embryonnaire. Ce dernier facteur pourrait, par contre, intervenir dans le cas du couple O. fecundus - O. nigerrimus (éclosion s'effectuant respectivement au bout de 27 et 34 h à 30° et 60 % d'humidité relative).

Lorsque le superparasitisme a lieu dans un oeuf contenant déjà une larve parasite, on constate que cette dernière arrive presque toujours à éliminer le superparasite.

3) Cas du couple O. nigerrimus - O. telenomicida.

Les résultats de la compétition entre ces deux espèces sont indiqués dans le tableau 83.

- Tableau 83 -

Résultats de la compétition à différents stades de développement entre O. nigerrimus (N) et O. telenomicida (T).

Stades	O.nigerrimus x O.telenomicida			O.telenomicida x O.nigerrimus		
	Répétitions	Emergences		Répétitions	Emergences	
		N	T		T	N
Oeuf	14	2	12	20	13	1
L_1	9	8	1	18	16	-
L_2	19	18	-	21	10	4
L_3	11	7	1	10	9	-
L_4	11	7	1	25	21	-

Un superparasitisme immédiat aboutit presque toujours à l'élimination de O. nigerrimus par O. telenomicida.

Lorsque le superparasitisme est différé de plus de 30 heures, on constate que la compétition se fait généralement au profit du premier parasite.

B) Compétition entre Ooencyrtus et Asolcus.

Pour cet essai, nous avons sélectionné O. fecundus que nous avons mis en compétition avec respectivement A. rungsi A. basalis et A. grandis. Pour chaque espèce d'Asolcus, deux séries d'expériences ont été réalisées selon que O. fecundus intervient en tant que premier parasite ou en tant que multiparasite.

Pour voir l'influence du stade de développement du premier parasite au moment de l'intervention du second parasitisme sur l'issue de la compétition interspécifique, nous avons effectué le multiparasitisme respectivement en présence d'une larve d'Asolcus de premier stade (formes A, B et C), de deuxième stade, de troisième stade et d'une nymphe(°). Inversement, le multiparasitisme par les Asolcus a été réalisé en présence d'une larve L_1, L_2, L_3 ou L_4 de O. fecundus.

Le parasitisme des pontes d'Aelia par les Asolcus a été suivi au microscope stéréoscopique de manière à repérer les oeufs ayant été effectivement parasités ainsi que l'heure exacte de la fin de l'oviposition (caractérisée par la danse de marquage). Chaque oeuf multiparasité a été ensuite isolé dans un tube à hémolyse puis placé à 30° jusqu'à l'émergence des parasites.

Tous les oeufs contrôlés n'ont permis le développement que d'un seul individu. Les résultats sont consignés dans le tableau 84.

- Tableau 84 -

Résultats de la compétition à différents stades de développement entre O. fecundus (F) et Asolcus (R = A. rungsi ; B = A. basalis ; G = A. grandis)

Stades	R x F			B x F			G x F		
	Rép.	Emergences		Rép.	Emergences		Rép.	Emergences	
		R	F		B	F		G	F
L_1 (A)	48	-	32	23	1	16	50	-	42
L_1 (B)	35	9	19	51	-	39	46	-	40
L_1 (C)	33	9	24	77	1	59	44	-	41
L_2	31	-	23	19	1	13	62	-	53
L_3	35	-	28	52	-	43	44	-	37
Nymphe	33	-	13	39	-	34	29	-	24

(°) Pour la définition et la durée de ces différents stades, nous renvoyons le lecteur aux travaux de VOEGELE (1970, 1973a).

- Tableau 84 bis -

Stades	F x R			F x B			F x G		
	Rép.	Emergences		Rép.	Emergences		Rép.	Emergences	
		F	R		F	B		F	G
L_1	23	17	-	28	22	1	43	33	1
L_2	25	19	1	40	34	1	28	25	-
L_3	43	37	-	35	32	-	21	18	-
L_4	33	14	-	27	21	-	30	29	1

A quelques rares exceptions près, nous constatons que, quel que soit le stade d'évolution des Asolcus au moment du multiparasitisme des oeufs d'Aelia par O. fecundus, ce dernier parvient toujours à éliminer le premier parasite. Une élimination quasi générale des Asolcus s'observe également quand O. fecundus intervient non plus en tant que multiparasite mais en tant que premier parasite.

C) Compétition entre Ooencyrtus et Trissolcus.

Nous avons mis en compétition O. fecundus avec respectivement T. vassilievi et T. histani.

Le protocole expérimental est identique à celui indiqué précédemment et les oeufs hôtes utilisés sont également ceux d'Aelia. Les résultats sont groupés dans le tableau 85.

- Tableau 85 -

Résultats de la compétition à différents stades de développement entre O. fecundus (F) et Trissolcus (V = T. vassilievi, H = T. histani).

Stades	T.vassilievi x O.fecundus			T.histani x O.fecundus		
	Répétitions	Emergences		Répétitions	Emergences	
		V	F		H	F
L_1 (A)	52	1	42	87	1	64
L_1 (B)	42	-	32	68	10	26
L_1 (C)	54	-	39	97	2	83
L_2	42	-	37	92	9	67
L_3	51	-	43	32	-	28
Nymphe	40	1	22	100	-	61

- Tableau 85 bis -

Stades	O.fecundus x T.vassilievi			O.fecundus x T.histani		
	Répétitions	Emergences		Répétitions	Emergences	
		F	V		F	H
L_1	48	30	5	27	22	2
L_2	42	38	-	48	28	1
L_3	40	35	1	44	38	-
L_4	29	21	-	28	24	-

L'essai consacre à nouveau la suprématie de O. fecundus par rapport aux Trissolcus. En effet, quelles que soient les conditions dans lesquelles se réalise la compétition,

O. fecundus arrive presque toujours à éliminer son concurrent.

III - DISCUSSION ET CONCLUSIONS.

Les essais de compétition que nous venons d'effectuer en prenant comme hôtes soit des oeufs de S. lynceum soit ceux d'A. cognata permettent de tirer les conclusions suivantes :

- Les oeufs de Solenostethium superparasités par O. fecundus ou O. nigerrimus ne donnent naissance qu'au premier parasite, le second étant éliminé soit au stade embryonnaire, soit au premier stade larvaire. L'élimination ne devient cependant la règle qu'à partir du moment où le premier parasite atteint le stade L_2 pour O. fecundus et le stade L_3 pour O. nigerrimus.

- Dans le superparasitisme immédiat des oeufs d'Aelia, la compétition interspécifique entre les trois espèces d'Ooencyrtus prises deux à deux, révèle que O. fecundus a tendance à éliminer O. nigerrimus, ces deux espèces étant par ailleurs constamment dominées par O. telenomicida.

Lorsque le superparasitisme est différé de plus de 30 heures, la compétition se fait généralement au profit du premier parasite.

- Dans le multiparasitisme des oeufs d'Aelia, O. fecundus l'emporte presque toujours sur les Asolcus et les Trissolcus.

L'élimination des larves surnuméraires à donné lieu à de nombreuses observations et semble faire appel à différents processus : cannibalisme (HOWARD & FISKE, 1911 ; WEBSTER & PHILLIPS 1912 ; PEMBERTON & WILLARD, 1918 ; THOMPSON, 1923 ; WHEELER, 1923 ; BALDUF, 1926 ; WILLARD, 1927 ; THOMPSON & PARKER, 1930 ; WILLARD & BISSEL, 1930 ; SALT, 1931 ; DOWDEN, 1935 ; BESS, 1936 ; VAN STEENBURGH & BOYCE, 1937 ; ELIOT HARDY, 1938 ; LLOYD, 1940 ; 1942 ; ULLYETT, 1943 ; SIMMONDS, 1944, 1953a,

1953b ; FISHER, 1961 ; PUTTLER, 1961 ; SALT, 1961 ; BARTLETT, & BALL, 1964 ; BEAVER, 1966), sécrétion d'une substance toxique (TIMBERLAKE, 1910, 1912 ; MUESEBECK, 1918 ; PEMBERTON & WILLARD, 1918 ; TOTHILL, 1922 ; SIMMONDS, 1943 ; BROUSSAL, 1966), sécrétion d'un enzyme cytolytique (SPENCER, 1926 ; THOMPSON & PARKER, 1930 ; JOHNSON, 1959 ; TREMBLAY, 1966), asphyxie par manque d'oxygène (FISHER, 1961, 1963, 1971), inanition par appauvrissement du milieu nutritif (FISKE & THOMPSON, 1909 ; TOTHILL, 1922 ; HOKYO & al, 1966), réaction phagocytaire de l'hôte provoquée par l'éclosion de la première larve (LABEYRIE, 1958).

Chez les Ooencyrtus, les modalités de suppression des larves surnuméraires sont soit d'ordre physique soit d'ordre trophique. Dans le premier cas, la larve la plus âgée ou la plus agressive a tendance à éliminer sa congenère par combat direct au cours duquel les mandibules jouent un rôle actif. Après avoir blessé sa proie, la larve dominante peut, comme nous l'avons observé à plusieurs reprises, soit l'abandonner soit la consommer.

Dans le cas d'un super - ou multiparasitisme différé, il arrive fréquemment que la larve surnuméraire soit arrêtée dans son développement pour des raisons uniquement trophiques, tout le vitellus de l'oeuf-hôte ayant été consommé par le premier parasite.

Indépendamment de la perte considérable de parasites, le super-et multiparasitisme peuvent avoir des répercussions sur la fécondité (voir chapitre V), la longévité (KLOMP & TEERINK, 1967), la durée de développement (BRENIERE, 1965 ; KURSTAK, 1966 ; BOULETREAU & DAVID, 1967) et la taille des survivants (BARBER, 1937 ; IYATOMI, 1956 ; BRENIERE, 1965 ; CHACKO 1969 ; BENSON, 1973).

Dans le cadre de notre travail, nous avons plus particulièrement étudié l'influence du superparasitisme des oeufs d'A. germari sur la taille de O. nigerrimus. Les mensurations ont été faites sur des insectes venant d'émerger et que nous

avons endormis à l'éther éthylique.

Les résultats sont consignés dans le tableau 86.

- Tableau 86 -

Influence du superparasitisme sur la taille moyenne (en mm) de O. nigerrimus

Emergences		Longueur	Largeur		
		Corps	Tête	Thorax	Abdomen
1 ♀		1,273	0,602	0,522	0,611
1 ♂		1,222	0,518	0,502	0,544
1 ♂ + 1 ♀	♀	1,209	0,542	0,502	0,538
	♂	1,018	0,451	0,429	0,447
2 ♀		1,107	0,511	0,471	0,509
2 ♂		1,064	0,458	0,438	0,453

L'analyse statistique des résultats figurant au tableau 86 permet de tirer les conclusions suivantes :

- la taille d'une femelle solitaire est supérieure à celle d'une femelle développée en présence d'un mâle ou d'une autre femelle.

- la taille d'un mâle solitaire est supérieure à celle d'un mâle développé en présence d'une femelle ou d'un autre mâle.

- la taille d'une femelle développée en présence d'un mâle est supérieure à celle de ce dernier.

- la taille d'une femelle développée en présence d'une autre femelle est inférieure à celle d'une femelle développée en présence d'un mâle.

- la taille d'un mâle développé en présence d'un autre mâle est supérieure à celle d'un mâle développé en présence d'une femelle.

En dehors de la baisse de taille que l'on enregistre avec le superparasitisme, il semblerait donc que la femelle soit toujours plus grande que le mâle et ce quelles que soient les conditions de développement.

C H A P I T R E I X

INTERACTIONS HOTE-PARASITE

I - ACTIONS DE L'HOTE SUR LE PARASITE.

A) Influence de l'espèce-hôte sur la taille du parasite.

Chez la plupart des Hyménoptères endoparasites la taille de l'imago est en corrélation avec celle de l'hôte dont il est issu (MORRILL, 1907 ; ALTSON, 1920 ; MICKEL, 1924 ; MILLARD, 1927 ; JACKSON, 1937 ; SALT, 1940, 1941 ; SAFAVI, 1968). Nous avons donc tenu à vérifier une telle corrélation dans le cas des Ooencyrtus en comparant les dimensions de femelles de O. fecundus issues respectivement des hôtes suivants : A. acuminata, A. germari et S. lynceum. Les résultats sont indiqués dans le tableau 87.

- Tableau 87 -

Dimensions respectives (en mm) des oeufs-hôtes et des femelles de O. fecundus qui en sont issues.

AA = A. acuminata ; AG = A. germari ; SL = S. lynceum

Espèces	Oeuf-hôte		Parasite			
	Hauteur	Diamètre	Longueur	Largeur		
				Tête	Thorax	Abdomen
A.A.	0,80	0,73	1,242	0,538	0,511	0,580
A.G.	1,00	0,83	1,533	0,580	0,553	0,696
S.L.	1,50	1,25	1,724	0,660	0,647	0,787
Test F	-	-	241,44 HS	181,40 HS	142,65 HS	93,64 HS

L'analyse statistique par le test de KEULS montre que les dimensions des différentes parties du corps de la femelle vont en augmentant au fur et à mesure que le volume de l'oeuf-hôte s'accroît.

B) Influence de l'espèce-hôte sur la durée de développement du parasite.

Plusieurs auteurs ont montré que le développement des endoparasites était sous la dépendance étroite de la physiologie de leur hôte. C'est ainsi que CALS-USCIATI (1969) a pu mettre en évidence, grâce à des expériences de ligatures et d'irradiations, que le début du développement post-embryonnaire du parasite Opius concolor SZEPL. était fortement influencé par la sécrétion de l'hormone de mue de son hôte, Ceratitis capitata WEID.

Très souvent, on note une synchronisation entre le cycle de développement de l'hôte et celui du parasite qui lui

est inféodé. Cette synchronisation se traduit généralement par des arrêts de développement concomitants pour les deux antagonistes (FAURE, 1926 ; BILIOTTI, 1955, 1956 ; KLOMP, 1958 ; BENASSY, 1958 ; JOURDHEUIL, 1960 ; FUSCO & HOWER, 1973). L'hôte peut également avoir un effet sur la durée de développement de son parasite (NARAYANAN & SUBBA RAO, 1955).

Pour voir l'influence de la nature et du stade d'évolution de l'hôte sur la durée de développement préimaginal des Ooencyrtus, nous avons fait parasiter simultanément à des femelles de O. fecundus des pontes fraîches de S. lynceum, des pontes fraîches d'A. germari et des pontes évoluées d'A. germari et nous avons isolé ensuite chaque oeuf présentant un seul pédoncule dans un tube à hémolyse. Les émergences ont été contrôlées d'heure en heure ce qui a permis de calculer les durées moyennes de développement indiquées dans le tableau 88.

- Tableau 88 -

Durées moyennes de développement préimaginal (en heures) de femelles de O. fecundus en fonction de la nature et du stade d'évolution de l'espèce hôte.

PF = pontes fraîches ; PE = pontes évoluées

Espèces	Effectif	Moyenne	Variance	Test F
S.lynceum (PF)	16	338,94	12,74	Fc = 16,18
A.germari (PF)	104	317,31	6,78	F0,01 =4,76
A.germari (PE)	62	310,30	6,82	HS

La comparaison deux à deux des moyennes par le test de KEULS n'indique aucune différence significative entre les durées de développement préimaginal des femelles issues respectivement de pontes fraîches et de pontes évoluées d'A.germari Ces mêmes femelles manifestent cependant une durée de développement significativement inférieure à celle des femelles nées

à partir d'oeufs de S. lynceum. Cette différence pourrait être en rapport avec la nécessité pour la larve endoparasite de consommer, dans ce dernier cas, une quantité de vitellus plus grande avant de pouvoir se nymphoser.

II - ACTIONS DU PARASITE SUR L'HOTE.

Le parasite exerce sur l'hôte un certain nombre d'actions plus ou moins spectaculaires : action de spoliation pouvant s'exercer directement ou par l'intermédiaire de cellules particulières appelées selon les cas vitellophages ou teratocytes (HOLLANDE, 1929 ; MANIER, 1958 ; TAWFIK, 1961 ; VOEGELE, 1970 ; GERLING & ORION, 1973), perte d'appétit (HARBO & KRAFT, 1969), diminution de la croissance pondérale (HAWLITZKY, 1970), castration parasitaire (DUPUIS, 1948, 1963 ; JOURDHEUIL, 1960 ; GREATHEAD, 1970).

Dans le cas du couple Aelia - Ooencyrtus, l'action du parasite sur l'hôte varie selon le stade d'évolution de ce dernier. Pour des oeufs non embryonnés, la manifestation la plus caractéristique du parasitisme est un noircissement du vitellus. Selon SAFAVI (1968), ce noircissement serait le résultat de "la pénétration de l'oviscapte du parasite qui détermine une perforation de la séreuse qui éclate et se désagrège". Pour tester la validité de cette hypothèse, nous avons piqué une centaine d'oeufs de Solenostethium à l'aide d'une minutie et nous les avons placés pendant trois jours à 30°. Au bout de ce délai, des observations réalisées au microscope stéréoscopique nous ont montré qu'aucun oeuf n'avait noirci. Le changement de coloration de l'oeuf ne semble donc pas être le résultat d'une simple perforation de la séreuse par l'oviscapte de la femelle comme le prétend SAFAVI.

D'autres observations portant sur des centaines de pontes d'Aelia et de Solenostethium nous ont montré par ailleurs que la teinte noire se manifestait généralement avant l'éclosion de la larve parasite. Nous avons donc pensé à l'intervention d'une éventuelle substance toxique émise par les glandes

à venin du parasite au moment du dépôt de l'oeuf, mais dans ces conditions tous les hôtes parasités devraient normalement noircir, ce qui est loin d'être le cas.

D'autres hypothèses tel que l'âge de la femelle et la fréquence du parasitisme ont été testées mais sans succès.

Nous étions sur le point d'abandonner les essais quand notre attention fut attirée par le noircissement progressif d'un oeuf de Solenostethium à partir d'un point de piqûre nutricielle non accompagnée de ponte et qui nous porte à croire que la substance responsable du changement de coloration de l'oeuf a pour origine non les glandes à venin mais les glandes salivaires du parasite.

Lorsque l'oeuf d'Aelia ou de Solencstethium est suffisamment évolué, on constate que l'attaque de la larve parasite se porte d'abord sur l'embryon qui est complètement dilacéré par les mandibules de cette dernière. A plusieurs reprises nous avons observé la larve d'Ooencyrtus prendre une coloration lie de vin à la suite de la consommation des yeux de l'embryon.

A un stade encore plus avancé du développement de l'hôte, toutes les parties de l'embryon sont digérées à l'exception du tégument, des appendices et du ruptor ovi.

C H A P I T R E X

DETERMINISME DU SEXE

I - GENERALITES.

Le déterminisme du sexe fait intervenir à la fois des facteurs génétiques et des facteurs épigénétiques. Dans le premier cas, on constate très souvent que le sexe est sou la dépendance d'un (XO) ou deux chromosomes sexuels semblables (XX) ou dissemblables (XY). Le sexe hétérogamètique (XO ou XY) est représenté par les femelles chez les Lépidoptères et les Trichoptères, tandis qu'il est représenté par les mâl chez tous les autres insectes.

Chez certains insectes, cependant, le sexe résulte rait d'un équilibre entre gènes masculinisants et gènes fémi nisants (BRIDGES, 1925, 1939 ; GOLDSCHMIDT, 1926, 1955).

Le groupe des Hyménoptères se distingue également par son déterminisme du sexe qui est en rapport avec le nomb de chromosomes dans le noyau, les mâles étant haploïdes et l femelles diploïdes. Les femelles de nombreux Hyménoptères on en effet la faculté de contrôler la fécondation des oeufs qu'elles déposent, les oeufs non fécondés donnant des mâles

et les oeufs fécondés des femelles. Chez les espèces à parthénogenèse thélytoque, la diploïdie des oeufs non fécondés peut être rétablie de trois façons (FLANDERS, 1956) : 1) par suppression de la division réductionnelle au cours de la phase de maturation de l'oeuf ; 2) par fusion avec l'un des deux globules polaires ; 3) par division méiotique de gonocytes tétraploïdes.

Parmi les facteurs épigénétiques ayant une influence sur le déterminisme du sexe, la température semble jouer un rôle prépondérant. C'est ainsi qu'une élévation de la température peut se traduire, suivant les espèces, soit par une diminution de la sex-ratio comme c'est le cas pour Anagyrus pseudocci Gir. (AVIDOV & al, 1967), Aphytis lingnanensis COMPERE et A. melinus DEBACH (DE BACH & ARGYRIO, 1966) soit, au contraire, par une augmentation de la sex-ratio comme c'est le cas pour Mormoniella vitripennis WALKER (MOURSI, 1946), O. submetallicus (WILSON & WOOLCOCK, 1959, 1960) et Trichogramma semifumatum PERKINS (BOWEN & VERNON, 1966).

Les perturbations de la sex-ratio sous l'effet du facteur thermique peuvent avoir des origines diverses : action de la température sur la différenciation sexuelle des gonades (BERGERARD, 1961a, 1961b, 1972) ou sur le déroulement de la méiose (WILSON, 1962), stérilisation partielle ou complète des mâles sous l'influence des basses températures (VOELKEL, 1924 ; FLANDERS, 1938 ; MOURSI, 1946) ou des hautes températures (YOUNG & PLOUGH, 1926 ; NORRIS, 1933 ; IJIMA, 1940a, 1940b, 1941), élimination sélective de l'un des deux sexes (WISHART, 1938).

LEES (1961), étudiant le polymorphisme clonal chez les Pucerons écrit : "Chez Megoura, le type de la progéniture femelle est déterminé par la photopériode et la température à laquelle la mère est exposée. Avec des périodes d'éclairement inférieures à la longueur critique et à une température modérée, seuls des ovipares sont formés. Avec des éclairements plus longs et des températures plus élevées, les filles sont exclu-

sivement virginipares".

Dans le cas de Dysaphis plantaginea PASS., la production de sexupares ailés est favorisée lorsque la mère est exposée à une photopériode de 12 heures (BONNEMAISON, 1964, 1965a, 1965b). Cette même photopériode permet l'obtention d'un plus grand pourcentage de femelles dans le cas de l'Hyménoptère parasite Campoletis perdistinctus VIERECK (HOELSCHER & VINSON, 1971).

L'influence de l'humidité relative sur le déterminisme du sexe semble avoir peu retenu l'attention des chercheurs. JAMES (1938) signale cependant avoir enregistré des variations de la sex-ratio de Planococcus citri RISSO en fonction de l'humidité relative à laquelle cette Cochenille est exposée.

SEUGE (1970) a mis en évidence une influence de la valeur nutritive de la plante-hôte sur la sex-ratio de la Cochenille Diaspine Pseudaulacaspis pentagona TARG. L'adjonction de tryptophane ou d'acide β -indolylacétique au milieu artificiel de culture de germes de pomme de terre dont se nourrit cette cochenille a permis en particulier une augmentation de la proportion des femelles à descendance exclusivement mâle (SEUGE, 1971).

La nature de la plante-hôte sur laquelle se développe Aonidiella aurantii MASK (Hom. Diaspididae) semble également affecter la sex-ratio de ses parasites Comperiella bifasciata How. et Habrolepis rouxi COMP. (FLANDERS, 1942 ; SMITH, 1957).

Les conditions dans lesquelles se réalise l'accouplement peuvent parfois avoir des répercussions sur la sex-ratio. Il en est ainsi pour Pachycrepoidus dubius ASHM. (Hym. Pteromalidae) dont la femelle ne s'accouple que dans les 4 ou 5 jours qui suivent son émergence et pour M. vitripennis (Hym. Pteromalidae) dont les femelles ne s'accouplent plus lorsqu'elles ont été maintenues pendant 25 jours à 0°C (FLANDERS 1956). La longueur de la période séparant la maturité sexuelle de la date de la fécondation a été également signalée comme

pouvant influer sur la sex-ratio de P. pentagona (BROWN & BENNETT, 1957 ; BENNETT & BROWN, 1958) et de P. citri (JAMES, 1938 ; NELSON-REES, 1960).

De nombreux Hyménoptères parasites sont capables de régler la détermination du sexe de leur descendance en déposant dans des hôtes de grande taille, des oeufs qui fournissent des femelles, et dans des hôtes de petite taille, des oeufs qui fournissent des mâles. Il en est ainsi pour les Ichneumonides Pimplines (CHEWYREUV, 1913 ; SEYRIG, 1935 ; JACKSON, 1937 ; AUBERT, 1954, 1960), le Braconide Alysia manducator PANTZER (HOLDAWAY & SMITH, 1932), le Chalcidien Microbracon fuscipennis ZETT (ULLYETT, 1936) et le Mymaride Caraphractus cinctus WALKER (JACKSON, 1966).

Selon FLANDERS (1939, 1946, 1956, 1965), la glande de la spermathèque serait sensible à des stimuli en provenance de l'hôte et secréterait une substance légèrement alcaline permettant au sperme contenu dans la spermathèque d'être activé et de féconder ainsi l'oeuf qui va être déposé.

L'âge de l'hôte parasité peut également intervenir comme c'est le cas pour Tiphia popilliavora ROH. parasite de larves de Popillia japonica NEWMAN (BRUNSON, 1937) et pour Anagyrus pseudococci GIRAULT parasite de la Cochenille P. citri (AVIDOV & al, 1967).

Le superparasitime aboutit généralement à une prédominance des mâles par rapport aux femelles comme il a été constaté pour T. evanescens (SALT, 1936, BONNEMAISON, 1972), Trichogramma japonicum ASHMEAD (IYATOMI, 1956) , Bracon gelechiae ASH. (CHACKO, 1963), B. hebetor SAY (ROTARY & GERLING, 1973), C. cinctus (JACKSON, 1966) ainsi que pour des Strepsiptères et des Monstrillides (VANDEL, 1932). L'élimination sélective des femelles serait due au fait que les femelles exigent, pour leur développement, plus de nourriture que les mâles (VANDEL, 1932). FLANDERS (1935) signale cependant le cas d'un Trichogramma sp dont la descendance à partir d'un seul oeuf

d'Estigmene acroea DRURY est de deux femelles pour 1 mâle. La prédominance des femelles serait dans ce cas liée à une meilleure adaptation de ces dernières à des hôtes de grande taille (FLANDERS, 1939 ; SALT, 1941).

L'âge de la mère influence la sex-ratio de la progéniture chez Drosophila melanogaster MEIGEN (HANNAH, 1955), Bombyx mori L. (GOLANSKI, 1968) et B. hebetor (ROTARY & GERLING 1973).

Le rôle des facteurs hormonaux dans la différenciation sexuelle des insectes a été mis en évidence par quelques rares auteurs dont PAUL (1937) et NAISSE (1969).

PAUL a utilisé pour ses expériences un Lépidoptère Lymantridae, Orgyia antiqua L., caractérisé par un dimorphisme sexuel très prononcé, les femelles étant microptères et les mâles ayant des ailes normales. La transplantation de disques imaginaux alaires en provenance d'une chenille femelle dans une chenille mâle se traduit par l'évolution de ces disques pour donner naissance à des ailes normales. Le milieu intérieur du mâle contiendrait donc un facteur favorable au développement des disques imaginaux.

NAISSE a effectué des expériences sur Lampyris noctiluca L. dont les femelles présentent 6 stades larvaires et les mâles 5 stades seulement. Pendant les 3 premiers stades larvaires les ébauches des gonades sont identiques dans les deux sexes et ce n'est qu'à partir du troisième stade qu'elles commencent à se différencier dans le sens mâle ou femelle. Une implantation de testicules en provenance d'un mâle de stade 4 dans une femelle de quatrième stade aboutit à la transformation des ébauches d'ovaires de cette dernière en testicules. Cette inversion du sexe s'observe encore lorsque l'implantation est faite dans des larves plus âgées (stades 5 ou 6). Aucune masculinisation n'intervient, par contre, lorsque l'expérience est réalisée avec des testicules de larves plus âgées (stade 5).

Le testicule du Lampyre est donc capable de fabriquer une hormone androgène provoquant la différenciation sexuelle dans le sens mâle. Cette hormone n'est cependant élaborée que par un testicule jeune, c'est-à-dire avant le déclenchement de la spermatogenèse. Ce résultat a été confirmé par des études histologiques montrant la présence au niveau des follicules testiculaires du stade 4 d'un tissu apical qui régresse par la suite pour être complètement résorbé au moment où la spermatogenèse se déclenche.

Le rôle des neurosécrétions cérébrales dans la différenciation du tissu apical testiculaire a été mis en évidence par des expériences de parabiose et de greffe d'organes.

Lorsque la parabiose est effectuée entre des larves de stade 4 et de sexe opposé, on constate une masculinisation de la larve femelle. Aucune transformation ne s'observe, par contre, lorsque cette parabiose est faite entre des larves L_8 de dernier stade et de sexes opposés.

La parabiose entre une larve L_4 de sexe mâle mais castrée et une larve L_4 de sexe femelle débarrassée de son cerveau et du complexe rétrocérébral (corps allates + corps cardiaques) conduit à la transformation des ovogonies en spermatogonies et au développement du tissu apical de la gonade. Le même résultat s'obtient par la greffe d'un complexe neuro-endocrine (cerveau + corps allates + corps cardiaques) en provenance d'une larve L_4 de sexe mâle sur une larve L_5 de sexe femelle débarrassée de son propre complexe neuro-endocrine.

Ces expériences permettent donc de conclure à l'existence de neuro-hormones responsables de la formation du tissu apical de la gonade.

II - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LA SEX-RATIO DE O. FECUNDUS

A) Influence des températures constantes.

1) Essai I :

Pour cet essai, nous avons utilisé des lots de 3 femelles que nous avons placés respectivement aux quatre températures constantes de 20, 25, 30 et 35°C.

La descendance de chaque femelle a été suivie de jour en jour en isolant quotidiennement les oeufs d'Aelia parasités et en les plaçant individuellement dans des tubes à hémolyse numérotés et datés. Pour éviter le superparasitisme, chaque femelle disposait régulièrement de 2 pontes d'A. cognata.

L'essai a été suivi pendant trois générations successives en prenant chaque fois 3 femelles dans la descendance de la génération précédente.

Pour les températures de 20 et 35°, l'expérience n'a porté que sur des femelles vierges, alors que pour les températures de 25 et 30°, nous avons testé à la fois des femelles vierges et des femelles fécondées. Dans ce dernier cas, les mâles utilisés provenaient d'un élevage à 35°.

Le tableau 89 indique le nombre de mâles, de femelles et de gynandromorphes (♀♂) obtenus par femelle et par génération.

- Tableau 89 -

Influence des températures constantes de 20, 25, 30 et 35°C sur la sex-ratio (SR) de femelles vierges (V) et fécondées (F) de O. fecundus

Températures		20°				25°					
Gén.	Femelles	V			V			F			
	SR / Rep.	♂	♀	♀	♂	♀	♀	♂	♀	♀	
G_1	1	-	2	-	2	72	-	3	53	-	
	2	-	6	-	1	90	-	-	50	-	
	3	-	7	-	-	71	-	-	65	-	
G_2	1	-	11	-	-	50	-	-	74	-	
	2	-	7	-	1	66	-	-	69	-	
	3	-	7	-	-	83	-	1	90	-	
G_3	1	-	6	-	2	83	-	1	78	1	
	2	-	13	-	-	68	-	-	89	-	
	3	-	4	-	2	62	-	-	80	-	

- Tableau 89 (suite) -

Températures		30°						35°		
Gén.	Femelles	V			F			V		
	SR / Rép.	♂	♀	♀	♂	♀	♀	♂	♀	♀
G_1	1	-	76	-	-	106	-	56	-	-
	2	-	98	-	-	62	-	58	-	-
	3	-	93	-	-	92	-	53	-	-
G_2	1	-	107	-	-	61	-	52	-	-
	2	1	113	-	-	95	-	67	-	-
	3	1	61	-	-	95	-	60	-	-
G_3	1	-	95	-	1	94	-	80	-	-
	2	-	83	-	-	105	-	64	-	-
	3	-	111	-	-	146	-	87	-	-

Il apparaît à la lecture du tableau 89 que la descendance des femelles élevées respectivement aux températures constantes de 20, 25 et 30° est presque exclusivement constituée de femelles alors que celle des femelles maintenues à 35° ne comporte que des mâles. L'accouplement n'a aucun effet sur la sex-ratio.

2) Essai II :

Dans cet essai, nous sommes partis de femelles vierges nées à 35° et nous avons constitué deux lots de 3 femelles que nous avons placés respectivement à 30 et 35° C. La descendance de chaque femelle a été suivie quotidiennement en isolant les oeufs d'Aelia dans des tubes à hémolyse et en les maintenant à la température à laquelle ils ont été parasités.

Parmi les descendants issus de 30° C, nous avons prélevé deux lots de 3 femelles nouveau-nées que nous avons mis à pondre respectivement à la température à laquelle s'est effectué le parasitisme. La même opération a été réalisée avec des lots de descendants issus de 35°C.

A la F_3, deux lots de 3 femelles nées à 30 (Lot 1) et 35°C (Lot 2) ont été à nouveau prélevés parmi les descendants de la F_2 et transférés respectivement à 35 et 30° C.

Le tableau 90 indique les résultats de la descendance quotidienne des différents lots étudiés.

- Tableau 90 - (descendance de la F1)

Influence de la température de développement préimaginal et imaginal sur la sex-ratio de femelles vierges de O. fecundus. E = température d'émergence des femelles ; P = T° à laquelle s'est effectuée la ponte ; D : T° de développement préimaginal de la descendance.

T°	E : 35° ; P : 30° ; D : 30°						E : 35° ; P : 35° ; D : 35°					
Femelles	1		2		3		1		2		3	
SR / Jours	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1	2	-	5	-	-	-	-	-	6	-	2	-
2	1	-	8	-	-	-	7	-	8	-	7	-
3	9	-	9	-	4	-	6	-	7	-	5	-
4	6	-	5	-	1	1	9	-	7	-	8	-
5	8	-	6	1	4	3	12	-	7	-	11	-
6	5	-	2	2	1	3	18	-	5	-	8	-
7	5	-	6	5	1	8	11	1	4	-	2	-
8	3	-	1	3	1	6	15	-	2	-	5	-
9			7	4	2	7	-	-	-	-	-	-
10			3	8	-	7	6	1	3	-	2	-
11			5	3	-	-	-	-	-	-	3	-
12			2	1	-	6	3	-	2	-	3	-
13			3	4	-	6	2	-				

- Tableau 90 - (descendance de la F2)

T°	E : 30° ; P : 30° ; D : 30°						E : 30° ; P : 35° ; D : 35°					
Femelles	1		2		3		1		2		3	
SR / Jours	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1	-	20	-	17	-	14	-	12	-	14	-	12
2	-	12	-	23	-	17	2	2	2	-	1	-
3	-	12	-	12	-	11	11	-	8	-	22	-
4	1	12	-	7	-	8	10	-	6	-	18	-
5	-	5	-	10	-	7	9	-	5	-	8	-
6	-	3	-	2	-	12	5	-	5	-	16	-
7	-	2	-	-	-	10					5	-
8	-	1	-	1	-	10					3	-
9	-	1			-	4						
10					-	9						
11					-	7						
12					-	4						

- Tableau 90 -

(descendance de la F2 : suite).

T°	E : 35°		P : 30°		D : 30°		E : 35°		P : 35°		D : 35°	
Femelles	1		2		3		1		2		3	
Jours \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1	-	-	5	-	-	-	6	-	8	-	3	1
2	7	-	7	-	10	-	6	1	13	-	7	-
3	5	-	8	-	7	-	17	-	11	-	12	-
4	10	-	12	-	11	-	6	-	4	1	2	-
5	9	1	8	1	6	4	6	-	8	-	9	-
6	9	1	7	1	3	-	4	-	4	-	8	-
7	5	3	8	3	3	2	8	-	11	-	6	-
8	1	2	3	-	1	2	5	-	4	-		
9	2	1	2	1	4	-	4	-				
10	1	-	2	-	5	1	2	-				
11			1	4	1	1						
12			3	6								

- Tableau 90 -

(descendance de la F3).

T°	E : 35°		P : 30°		D : 30°		E : 30°		P : 35°		D : 35°	
Femelles	1		2		3		1		2		3	
Jours \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1	6	-	9	-	5	-	-	17	-	14	-	18
2	10	-	10	-	7	-	16	-	11	4	14	-
3	3	-	9	-	5	-	12	-	16	-	15	-
4	5	-	4	-	3	-	13	-	18	-	14	-
5	4	-	3	-	4	-	3	-	14	-	16	-
6	3	3	2	-	4	-	8	-	11	-	4	-
7	3	2	4	-			5	-	11	-	6	-
8	1	1	3	-			2	-	8	-		
9	2	3	6	1					15	-		
10	4	6	2	2					3	-		
11	-	1	2	-								
12	-	1	1	1								

Les résultats du tableau 90 permettent de formuler les conclusions suivantes :

- des femelles nées à 30° et pondant à cette même température ne donnent que des femelles.
- des femelles nées à 35° et pondant à cette même température ne donnent que des mâles.
- des femelles nées à 30° et transférées dès leur émergence à 35° ne donnent le premier jour que des femelles, mais dès le deuxième jour une inversion totale du sexe de la descendance est enregistrée, avec obtention uniquement de mâles.
- des femelles nées à 35° et transférées dès leur émergence à 30° ne donnent les quatre premiers jours que des mâles, mais à partir du cinquième jour de la vie imaginale on note la présence dans la descendance à la fois de mâles et de femelles.

3) Essai III :

Dans cette expérience, des femelles nées à 30° C ont été mises à pondre dès leur émergence puis transférées à 35° au bout respectivement de 24, 48, 72, 96 et 120 heures. Un essai identique a été également effectué avec des femelles nées à 35°C puis transférées à 30°C.

La descendance des différents lots de femelles étudiées figure au tableau 91.

- Tableau 91 a-

Descendance de femelles vierges de O. fecundus nées à 30 (ou 35°) et transférées à 35 (ou 30°) au bout de 24 heures.

Femelles	1		2		3		Femelles	1		2		3	
T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀	T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀
30°	-	9	-	12	-	1	35°	-	-	4	-	6	-
35°	-	12	-	12	-	11	30°	8	-	5	-	7	-
35°	2	6	-	10	-	10	30°	7	-	11	-	10	-
35°	5	-	-	5	5	-	30°	10	-	8	-	5	-
35°	7	-	-	6	17	-	30°	8	-	6	-	5	-
35°	7	-	-	8	8	-	30°	11	1	4	-	1	-
35°	11	-	3	4	11	-	30°	4	2	4	1	3	-
35°	8	-	2	3	10	-	30°	7	3	1	2	3	-
35°	1	-	5	-	11	-	30°	2	4	7	1	3	-
35°	1	-	2	-	5	-	30°	3	7	3	6		
35°			6	-	7	-	30°	1	6				
35°			3	-	4	-	30°	3	7				
35°			3	-	7	-	30°	3	9				
35°					2	-	30°	1	5				

- Tableau 91 b-

Descendance de femelles vierges de O. fecundus nées à 30 (ou 35°) et transférées à 35 (ou 30°) au bout de 48 heures.

Femelles	1		2		3		Femelles	1		2		3	
T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀	T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀
30°	-	3	-	3	-	12	35°	5	-	5	-	3	-
30°	-	9	-	7	-	11	35°	8	-	6	-	10	-
35°	-	7	-	7	-	10	30°	9	-	11	-	5	-
35°	-	7	-	9	-	8	30°	11	-	7	-	5	-
35°	8	-	-	8	-	7	30°	5	-	6	-	1	-
35°	7	-	-	10	-	5	30°	5	-	4	1	1	-
35°	8	-	-	5	-	-	30°	2	-	6	4	6	-
35°			2	1	8	-	30°	1	1	6	5	5	1
35°			2	1	8	-	30°	3	1	1	8	1	-
35°					3	-	30°			4	5	2	2
35°					1	-	30°			2	7	2	2
35°					3	-	30°			1	4	1	1
35°										1	6	-	2

- Tableau 91 c-

Descendance de femelles vierges de O. fecundus nées à 30 (ou 35°) et transférées à 35 (ou 30°) au bout de 72 heures.

Femelles	1		2		3		Femelles	1		2		3	
T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀	T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀
30°	-	10	-	10	-	-	35°	7	-	4	-	-	-
30°	-	11	-	13	-	12	35°	9	-	6	-	11	-
30°	-	12	-	12	-	10	35°	8	-	9	-	5	-
35°	-	11	-	9	-	11	30°	4	-	7	-	12	-
35°	-	10	-	12	-	12	30°	4	-	6	-	11	-
35°	-	3	2	6	5	3	30°	2	-	2	-	11	-
35°	-	7	9	-	3	-	30°			8	-	-	-
35°	-	10	15	-	2	-	30°			5	2	6	2
35°	-	1	10	-			30°			-	1	1	6
35°	-	-	9	-			30°			1	7	2	-
35°	4	-	10	-			30°					2	1
35°			7	-			30°					-	2
35°			6	-			30°					1	4
							30°					-	6
							30°					-	5

- Tableau 91 d-

Descendance de femelles vierges de O. fecundus nées à 30 (ou 35°) et transférées à 35 (ou 30°) au bout de 96 heures.

Femelles	1		2		3		Femelles	1		2		3	
T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀	T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀
30°	-	2	-	2	-	3	35°	13	-	4	-	3	-
30°	-	7	-	9	-	10	35°	11	-	11	-	10	-
30°	-	12	-	12	-	7	35°	8	-	6	-	12	-
30°	-	10	-	12	-	12	35°	10	-	10	-	11	-
35°	-	11	-	9	-	10	30°	3	-	7	-	1	-
35°	-	10	-	10	-	10	30°	8	-	5	-	4	-
35°	10	-	11	2	11	2	30°	2	-	3	-	4	-
35°	6	-	15	-	7	-	30°	9	1	7	2	6	1
35°	6	-	8	-	5	-	30°	9	1	5	2	-	-
35°	10	-	1	-	2	-	30°	10	1	3	2	2	-
35°	7	-	5	-	5	-	30°	5	2			-	-
35°	6	-	1	-			30°	4	2			-	-
35°	2	-					30°	-	2			2	-
35°	1	-					30°	-	1				

- Tableau 91 e-

Descendance de femelles vierges de O. fecundus nées à 30 (ou 35°) et transférées à 35 (ou 30°) au bout de 120 heures.

Femelles	1		2		3		Femelles	1		2		3	
T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀	T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀
30°	-	2	-	2	-	6	35°	7	-	5	-	-	-
30°	-	11	-	7	-	12	35°	10	-	12	-	10	-
30°	-	10	-	12	-	9	35°	7	-	11	-	11	-
30°	-	3	-	11	-	12	35°	5	-	11	-	11	-
30°	-	4	-	12	-	10	35°	6	-	8	-	7	-
35°	-	2	-	11	-	14	30°	7	-	9	-	5	-
35°	-	6	-	17	-	4	30°	5	-	8	-	4	-
35°	-	10	2	3	-	2	30°			7	-	3	-
35°	-	3	9	-	-	-	30°			3	1	3	1
35°	-	2	5	-	-	1	30°			4	1		
35°	-	1	1	-			30°			-	-		
35°	2	-	2	-			30°			1	-		
35°	-	-	1	-			30°			-	-		
35°	2	-	1	-			30°			1	1		
							30°			1	1		
							30°			-	1		

L'analyse des résultats précédents permet de tirer les conclusions suivantes :

. les femelles nées à 30° C ne donnent que des femelles pendant toute la durée de leur séjour à cette température. Trois ou quatre jours après leur transfert à 35°C, des mâles commencent à apparaître dans la descendance, l'inversion totale du sexe de cette dernière étant réalisée à partir du quatrième ou cinquième jour passé à 35° et ce quelle que soit la durée du séjour initial à 30°.

. les femelles issues de 35° et maintenues à cette température pendant 1 à 5 jours ne donnent que des mâles. Le

transfert à 30° se traduit par l'apparition, au bout de 5 à 6 jours, de quelques femelles dans la descendance. L'inversion totale du sexe est assez rare et n'intervient que vers la fin de la période de ponte de la femelle.

4) Essai IV

Le protocole expérimental est identique à celui indiqué pour l'essai III, mais dans le cas présent les femelles ne reçoivent de pontes qu'à partir du moment où elles sont transférées à 30 ou 35°C.

Les résultats sont consignés dans le tableau 92.

- Tableau 92 a-

Descendance de femelles vierges de O. fecundus nées à30 (ou 35°) et transférées à 35 (ou 30°) au bout de 24 heure

Femelles	1		2		3		Femelles	1		2		3	
T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀	T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀
30°							35°						
35°	-	10	-	9	-	12	30°	5	-	5	-	7	-
35°	-	12	-	5	1	5	30°	9	-	2	-	2	-
35°	4	-	8	-	9	1	30°	5	-	5	1	8	-
35°	7	-	9	-	11	-	30°	7	-	11	-	11	-
35°	14	-	12	-	12	-	30°	8	2	6	1	5	-
35°	16	-	12	1	12	-	30°	4	1	5	1		
35°	11	-	13	1	7	-	30°	4	1	-	-		
35°	4	-	11	1	5	-	30°	4	2	10	-		
35°	5	-	4	-	3	-	30°	3	4	9	3		
35°	11	-	7	1	4	-	30°	-	3	7	2		
35°	6	-	3	-	2	-	30°	1	10	3	4		
35°			5	-			30°	-	-	-	1		
							30°	-	3	-	-		
							30°			1	-		

- Tableau 92 b-

Descendance de femelles vierges de O. fecundus nées à 30 (ou 35°) et transférées à 35 (ou 30°) au bout de 48 heures.

Femelles	1		2		3		Femelles	1		2		3	
T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀	T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀
30°							35°						
30°							35°						
35°	-	12	-	11	-	12	30°	13	-	-	-	-	-
35°	-	10	-	6	1	9	30°	6	-	-	-	11	-
35°	-	9	10	-	3	5	30°	5	2	6	1	-	-
35°	-	4	15	-	6	-	30°	10	1	1	-	5	6
35°	-	10	15	-	13	-	30°	7	2	2	1	3	2
35°	-	8	11	-	2	-	30°	3	1	1	-	-	-
35°	-	5	11	-	8	-	30°	1	2	2	1	4	1
35°	-	2	7	-	2	-	30°	7	2	-	-	4	5
35°	2	2	5	-	1	-	30°	3	8	-	1	2	3
35°	5	-	6	-			30°	2	8	1	1	2	1
35°	6	-					30°	1	5	-	2	-	1
35°	7	-					30°	1	4	2	6	2	4
							30°	-	3		2	-	2

- Tableau 92 c-

Descendance de femelles vierges de O. fecundus nées à 30 (ou 35°) et transférées à 35 (ou 30°) au bout de 72 heures.

Femelles	1		2		3		Femelles	1		2		3	
T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀	T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀
30°							35°						
30°							35°						
30°							35°						
35°	-	-	-	-	-	-	30°	-	-	12	-	7	-
35°	-	11	-	11	-	12	30°	-	-	-	-	-	-
35°	-	13	-	6	-	6	30°	-	-	1	1	5	7
35°	7	6	7	3	17	-	30°	-	-	3	4	7	3
35°	10	-	9	-	8	-	30°	7	3	5	7	-	-
35°	11	-	9	-	9	-	30°	5	4	2	5	3	-
35°	8	-	10	-	7	-	30°	2	5	3	7	2	5
35°	11	-	11	-	11	-	30°	3	1	-	3	2	4
35°	9	-	6	-	9	-	30°	-	1	-	2	1	5
35°			12	-	6	-	30°	1	-	-	10	-	2
35°			10	-	8	-	30°	1	3	1	2	2	2

- Tableau 92 d-

Descendance de femelles vierges de O. fecundus nées à 30 (ou 35°) et transférées à 35 (ou 30°) au bout de 96 heures.

Femelles	1		2		3		Femelles	1		2		3	
T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀	T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀
30°							35°						
30°							35°						
30°							35°						
30°							35°						
35°	-	-	-	12	-	11	30°	11	1	6	-	-	-
35°	-	16	-	10	7	7	30°	7	-	-	-	-	-
35°	4	-	2	9	8	-	30°	4	5	2	-	-	-
35°	6	-	7	-	6	-	30°	4	4	4	-	-	-
35°	9	-	10	-	5	-	30°	5	3	5	2	-	-
35°	6	-	1	-	6	-	30°			1	-		
35°	2	-	8	-	-	-	30°			5	1		
35°	2	-			3	-	30°			6	2		
35°	1	-					30°			1	2		
							30°			2	1		
							30°			1	4		

- Tableau 92 e-

Descendance de femelles vierges de O. fecundus nées à 30 (ou 35°) et transférées à 35 (ou 30°) au bout de 120 heures.

Femelles	1		2		3		Femelles	1		2		3	
T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀	T° \ SR	♂	♀	♂	♀	♂	♀
30°							35°						
30°							35°						
30°							35°						
30°							35°						
30°							35°						
35°	-	17	-	17	-	15	30°	-	-	-	-	-	-
35°	3	6	-	11	1	10	30°	-	-	8	-	-	-
35°	9	-	6	2	8	-	30°	-	-	2	-	5	4
35°	9	-	9	-	10	-	30°	3	-	3	2	-	3
35°	11	-	11	-	13	-	30°	-	1	4	1	1	4
35°	4	-	7	-	6	-	30°	-	5	3	-	-	1
35°	5	-	3	-	9	-	30°	-	2	-	-	-	2
35°	4	-	9	-	8	-	30°	-	3	-	-	-	1
35°	4	-	6	-	8	-	30°	-	1	-	2	-	4
35°	3	-					30°	-	4	1	3	-	5

L'étude des données obtenues permet d'énoncer des conclusions à peu près analogues à celles formulées dans le paragraphe précédent (essai III). Cette identité des résultats pourrait être en rapport avec la possibilité pour la femelle de ralentir son ovogenèse en l'absence d'hôte et de stocker les oeufs parvenus à maturité pour les expulser rapidement dès que l'hôte devient disponible.

B) Influence des températures alternées :

Dans cet essai, trois lots de 5 femelles nées à 30° ont été constitués et soumis respectivement à une thermopériode (30-35°) de 24, 48 et 72 heures. Les oeufs d'Aelia parasités ont été isolés quotidiennement et maintenus à la température à laquelle s'est effectué le parasitisme. Un essai identique a été réalisé avec des femelles issues de 35°.

La descendance des différentes femelles est indiquée dans le tableau 93.

- Tableau 93 a-

Descendance de femelles vierges de O. fecundus nées à 30° et soumises à une thermopériode de 24 heures

Femelles	1			2			3			4			5		
T° \ SR	♂	♀	♀	♂	♀	♀	♂	♀	♀	♂	♀	♀	♂	♀	♀
35°	-	10	-	-	4	-	-	3	-	-	7	-	-	9	-
30°	-	8	-	-	14	-	-	12	-	-	7	-	-	10	-
35°	-	11	-	-	5	-	-	5	-	-	6	-	-	7	-
30°	-	14	-	-	11	1	-	13	-	-	14	-	-	11	-
35°	-	8	-	-	10	-	-	11	-	-	12	-	-	10	-
30°	-	8	-	1	9	-	-	5	-	-	14	-	-	13	-
35°	-	5	-	-	7	-	-	7	-	-	10	-	-	8	-
30°	1	10	-	-	13	-	-	6	-	-	12	-	-	10	-
35°	1	10	-	-	7	-	-	6	-	-	2	-	-	10	-
30°	-	4	-	-	8	-	-	9	-	-	5	-	-	6	-
35°	-	-	-	-	7	-	1	4	-	-	2	-	-	7	-
30°	-	-	-	-	6	-	-	7	-				-	9	-
35°	-	1	-	-	1	-	-	5	-				-	5	-
30°	-	2	-	-	1	-	1	3	-				-	1	-
35°	-	1	-	-	2	-	-	7	-						
30°				-	1	-	-	1	-						
35°				-	-	-	-	2	-						
30°				-	1	-	-	-	-						
35°							-	1	-						
30°							-	2	-						

- Tableau 93 b -

Descendance de femelles vierges de O. fecundus nées à 30° et soumises à une thermopériode de 48 heures.

Femelles	1			2			3			4			5		
T° \ SR	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
35°	-	8	-	-	7	-	-	5	-	-	4	-	-	12	-
35°	7	2	-	2	2	-	3	5	-	3	1	1	5	-	-
30°	3	3	2	13	-	2	3	-	1	7	-	1	20	-	-
30°	-	10	-	-	7	-	1	8	3	-	9	-	8	3	4
35°	-	13	-	-	6	-	-	12	-	1	6	-	-	4	-
35°	7	4	-	9	5	-	3	-	-	3	2	-	5	3	-
30°	10	1	1	11	-	-	7	-	-	6	-	-	8	-	-
30°	4	5	2	4	3	-	7	2	3	3	3	1	5	3	-
35°	1	4	-	1	3	-	2	4	-	2	4	-	1	2	-
35°	8	-	-	6	-	-	8	-	-	12	1	-	9	-	-
30°	4	2	1	3	1	1	4	1	2	2	-	1	-	-	-
30°	1	3	-	1	2	-	-	-	1	-	2	-	-	-	-
35°	-	-	-							-	-	-	1	-	-
35°	-	-	-							-	-	-			
30°	-	-	-							3	-	-			
30°	-	1	-							1	-	-			
35°										-	-	-			
35°										1	-	-			

- Tableau 93 c -

30° Descendance de femelles vierges de O. fecundus nées à 30° et soumises à une thermopériode de 72 heures.

Femelles	1			2			3			4			5		
T° \ SR	♂	♀	♂♀	♂	♀	♂♀	♂	♀	♂♀	♂	♀	♂♀	♂	♀	♂♀
35°	-	-	-	-	7	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-
35°	-	12	-	6	2	2	4	1	4	-	12	-	-	16	-
35°	3	4	-	19	-	-	21	-	-	3	3	-	7	-	-
30°	4	3	1	6	-	2	13	-	-	6	1	3	6	-	-
30°	-	7	-	-	-	-	7	-	2	-	2	2	5	2	2
30°	-	8	-	6	-	1	4	1	1	-	8	-	-	9	-
35°	1	2	-	4	-	1	6	-	-	-	2	-	2	2	-
35°	5	-	-	9	-	-	7	-	-	4	-	-	7	-	-
35°	8	-	-	11	-	-	9	-	-	2	-	-	11	-	-
30°	5	-	-	5	-	-	3	-	-	-	-	-	6	-	-
30°	3	-	-	4	-	-	5	-	-	3	-	-	11	-	-
30°	3	-	-	9	-	-	7	1	-	7	-	-	9	-	-
35°	1	2	-	1	1	-	5	3	-	-	3	-	3	2	-
35°	-	-	-				-	-	-				4	2	-
35°	1	-	-				5	-	-				5	-	-
30°	-	-	-				-	-	-						
30°	1	-	-				-	-	-						
30°							-	3	-						

- Tableau 93 d -

Descendance de femelles vierges de O. fecundus nées à 35° et soumises à une thermopériode de 24 heures.

Femelles	1			2			3			4			5		
T° \ SR	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
30°	6	-	-	-	-	-	-	-	-	9	-	-	5	-	-
35°	5	-	-	9	-	-	7	-	-	8	-	-	4	-	-
30°	11	-	-	9	-	-	4	-	-	9	-	-	6	5	-
35°	15	-	-	13	-	-	12	-	-	15	-	-	4	-	1
30°	7	-	-	10	-	-	8	2	1	8	-	-	7	2	1
35°	3	-	-	7	-	-	10	-	-	8	-	2	5	-	-
30°	-	-	-	4	-	-	4	1	-	5	1	1	-	1	-
35°	-	-	-	5	-	-	7	1	-	5	1	-	-	1	-
30°	1	1	-	9	-	-	3	3	-	5	2	-	-	-	-
35°				5	1	-	5	3	-	-	-	-	1	4	-
30°				-	2	-	1	5	-	-	1	-			
35°				3	-	-	1	5	-	4	6	-			
30°				5	-	-	-	-	-						
35°							1	1	-						

- Tableau 93 e -

Descendance de femelles vierges de O. fecundus nées à 35° et soumises à une thermopériode de 48 heures.

Femelles	1			2			3			4			5		
T° \ SR	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿	♂	♀	☿
30°	-	-	-	7	-	-	-	-	-	-	-	-	8	-	-
30°	-	-	-	8	-	2	13	-	-	10	-	-	6	-	-
35°	15	-	-	14	-	-	11	-	-	17	-	-	10	-	-
35°	9	-	-	12	-	-	12	-	-	12	-	-	12	-	-
30°	9	-	-	9	-	-	12	-	-	12	-	-	12	-	-
30°	8	2	-	4	-	-	13	1	1	11	-	-	3	-	-
35°	5	2	-	10	-	-	9	2	-	7	2	-	9	1	-
35°	4	-	-	13	-	-	9	-	-	7	-	-	2	-	1
30°	7	-	-	3	-	-	4	-	-	8	-	-			
30°	5	1	-	-	-	-	6	-	-	4	2	1			
35°	9	1	-	1	2	1	4	-	-	10	-	-			
35°	10	-	-				4	-	-	6	-	-			
30°	7	-	-				2	-	-	5	-	-			
30°	7	1	-							4	-	-			
35°	3	-	-							2	-	-			

- Tableau 93 f -

Descendance de femelles vierges de O.fecundus
nées à 35° et soumises à une thermopériode de 72 heures

Femelles	1			2			3			4			5		
T° \ SR	♂	♀	♂♀	♂	♀	♂♀	♂	♀	♂♀	♂	♀	♂♀	♂	♀	♂♀
30°	8	-	-	-	-	-	6	-	-	5	-	-	-	-	-
30°	9	-	-	12	-	-	7	-	-	9	-	-	4	-	-
30°	12	-	-	12	-	-	10	1	1	7	-	-	9	1	-
35°	11	-	-	11	-	-	9	1	-	9	-	-	8	-	-
35°	12	-	-	12	-	-	12	-	-	7	-	-	9	-	-
35°	9	-	-	7	-	-	8	-	-	6	1	-	3	-	-
30°	6	-	-	13	-	-	5	-	-	4	-	-	8	-	-
30°	3	-	-	10	-	-	5	-	-	6	1	-	7	1	-
30°	6	-	-	6	1	-	4	-	-	4	-	-	5	-	-
35°	1	-	-	12	-	-	4	-	-	6	1	-			
35°				6	-	-	3	-	-	3	-	-			
35°				3	-	-	-	-	-						
30°				6	-	-	1	-	-						
30°				5	-	-	3	-	-						
30°				3	-	-									
35°				2	-	-									
35°				-	-	-									
35°				2	-	-									

L'analyse des résultats figurant dans les tableaux précédents permet d'énoncer les conclusions suivantes :

. des femelles nées à 30° et soumises à une thermopériode de 24 heures ne donnent pratiquement que des femelles.

. des femelles nées à 30° et soumises à une thermopériode de 48 heures donnent, à partir du deuxième jour de leur vie imaginale, à la fois des mâles et des femelles, le nombre de mâles dans la descendance totale étant même légèrement supérieur à celui des femelles. Un délai supérieur à 24 heures est donc nécessaire pour que les effets de 35° sur le déterminisme du sexe se fassent sentir.

. des femelles nées à 30° et soumises à une thermopériode de 72 heures donnent un nombre de mâles progressivement supérieur à celui des femelles, ces dernières devenant très rares au cours de la deuxième semaine de vie imaginale. La température de 35° aurait donc un effet cumulatif sur le déterminisme du sexe.

. des femelles nées à 35° donnent une majorité de mâles dans leur descendance, majorité qui est d'autant plus accentuée que la thermopériode à laquelle elles sont soumises dès leur naissance est plus élevée.

C) Conclusions et discussion :

Les conclusions pouvant être tirées de l'étude que nous venons d'entreprendre sont les suivantes :

. En élevage permanent à 30°C, la descendance de O. fecundus est exclusivement femelle, alors qu'à 35°, elle est uniquement mâle.

. Le sexe de la progéniture est influencé par le régime des températures auquel la femelle a été soumise avant l'émission du lot d'oeufs concerné.

. L'influence de la température sur le déterminisme ultérieur du sexe s'exerce aussi bien pendant la période de développement préimaginal qu'après l'émergence des femelles ; elle semble cependant plus accentuée dans ce dernier cas que dans le premier. C'est ainsi que des femelles nées à 30° et transférées dès leur émergence à 35°, commencent à donner des mâles dès le deuxième jour du transfert, alors que des femelles nées à 30° et maintenues à cette même température pendant 1 à 5 jours avant d'être placées à 35° ne commencent à donner des mâles que 3 à 4 jours plus tard.

. Les effets d'un changement de température intervenant au cours de la vie imaginale des femelles sur la sex-ratio de la descendance ne se font sentir qu'au bout d'un laps de temps qui n'est jamais inférieur à 24 heures. Ce laps de temps est plus élevé quand on passe de 35 à 30° que quand on passe de 30 à 35°.

. La température de 35° semble avoir des effets plus

accentués et plus persistants sur la sex-ratio de la descendance que la température de 30°.

. L'apparition de gynandromorphes dans la descendance plaide en faveur d'un déterminisme génétique du sexe. La température agirait au niveau de la division cellulaire pour provoquer la formation soit d'oeufs diploïdes qui donneront des femelles , soit d'oeufs haploïdes qui donneront des mâles. Les effets d'un changement de température sur la sex-ratio de la descendance pourraient alors être en rapport avec le fonctionnement ovarien tel qu'il a été étudié au chapitre V, avec en particulier une accélération de l'ovogenèse quand on passe de 30 à 35° et la possibilité pour la femelle de stocker des oeufs parvenus à maturité et de ralentir son ovogenèse en l'absence d'hôte.

III - INFLUENCE DU SUPERPARASITISME SUR LA SEX-RATIO DE O. NIGERRIMUS

- Essai I :

Pour cet essai, nous avons utilisé des lots de femelles isolées et disposant quotidiennement d'un nombre constant d'oeufs d'A. cognata. Pour obtenir différents degrés de superparasitisme ainsi que des oeufs monoparasités, nous avons fait varier la densité relative de l'hôte : lot 1 (24 oeuf ♀ ≠ j), lot 2 (6 oeufs / ♀ / j), lot 3 (3 oeufs / ♀ + j).

Chaque jour, nous procédions à la séparation des oeufs parasités par chaque femelle et à leur isolement dans des tubes à hémolyse numérotés et datés.

Pour faciliter l'interprétation des données obtenues, nous avons résumé tous nos résultats dans le tableau 94.

- Tableau 94 -

Sex-ratio de O. nigerrimus en fonction du nombre (N) de parasites par oeuf d'A. cognata.

N' = nombre de cas observés.

N	1 parasite		2 parasites			3 parasites			
Sexe	♂	♀	1 ♂ + 1 ♀	2 ♀	2 ♂	1 ♂ + 2 ♀	2 ♂ + 1 ♀	3 ♂	3 ♀
N'	119	497	129	9	13	4	10	3	2
Totaux	616		151			19			

Ce tableau montre que les femelles de O. nigerrimus ont tendance, dans la mesure où leur spermathèque contient du sperme, à déposer un oeuf fécondé dans un hôte sain. En effet, sur 616 oeufs d'Aelia monoparasités, 497 ont donné naissance à des femelles et 119 seulement à des mâles.

Lorsque deux parasites coexistent dans le même hôte, ils sont généralement du sexe opposé (129 cas sur 151). En tenant compte du résultat précédent et du comportement de ponte des Ooencyrtus (voir chapitre VII), il semblerait donc que la femelle de O. nigerrimus ait tendance à déposer un oeuf non fécondé dans un hôte qui a déjà été parasité une première fois.

La majorité des hôtes dans lesquels se sont développés 3 parasites donnent naissance à 2 mâles et une femelle, ce qui laisse encore supposer que tous les superparasites sont du sexe mâle.

- Essai II :

Dans ce deuxième essai, nous avons essayé de mettre en évidence les rapports qui existent entre le sexe de O. nigerrimus et le nombre de parasites contenus dans le même oeuf de S. lynceum.

Le tableau 94 bis résume, sous la même forme que le tableau précédent, les données obtenues.

- Tableau 94 bis -

Sex-ratio de O. nigerrimus en fonction du nombre (N) de parasites par oeuf de S. lynceum.

N' = nombre de cas observés.

N	1 parasite		2 parasites			3 parasites			
Sexe	♂	♀	1 ♂ + 1 ♀	2 ♀	2 ♂	1 ♂ + 2 ♀	2 ♂ + 1 ♀	3 ♀	3 ♂
N'	-	5	14	12	1	18	3	2	1
Totaux	5		27			24			

- Tableau 94 bis suite -

N	4 parasites					5 parasites			6 parasites	8 parasites
Sexe	2♂+2♀	1♂+3♀	4 ♀	3♂+1♀	2♂+3♀	1♂+4♀	3♂+2♀	1♂ + 5 ♀	3 ♂ + 5 ♀	
N'	6	2	1	1	5	3	1	1	1	
Totaux	10				9			1	1	

L'examen de ce tableau permet de constater que lorsque plusieurs parasites se développent dans le même hôte, les femelles dominent nettement. En effet, sur 72 oeufs superparasités, 45 n'ont donné que des femelles ou un excès de femelles, 7 que des mâles ou un excès de mâles et 20 autant de mâles que de femelles.

IV - INFLUENCE DU NOMBRE D'ACCOUPLEMENTS DES MALES SUR LA SEX-RATIO DE O. NIGERRIMUS ET DE O. TELENOMICIDA.

Pour cette expérience, nous avons utilisé trois mâles dont chacun a été placé successivement et pendant 24 heures avec sept femelles vierges.

La descendance de chaque femelle a été ensuite suivie de jour en jour.

Pour simplifier, nous n'indiquons dans le tableau 95 que la sex-ratio totale.

- Tableau 95 -

Sex-ratio de la descendance de 7 femelles vierges d'Ooencyrtus accouplées successivement avec le même mâle.

Espèces	O. nigerrimus			O. telenomicida		
♀ \ ♂	Mâle 1	Mâle 2	Mâle 3	Mâle 1	Mâle 2	Mâle 3
1	9 / 48	18 / 41	29 / 38	10 / 20	16 / 62	56 / 0
2	15 / 70	13 / 36	28 / 39	42 / 46	8 / 59	67 / 0
3	8 / 87	23 / 41	19 / 33	23 / 26	9 / 37	16 / 42
4	7 / 65	25 / 27	11 / 38	22 / 29	19 / 51	9 / 29
5	6 / 54	8 / 42	31 / 0	61 / 22	20 / 50	7 / 80
6	8 / 40	8 / 18	24 / 22	14 / 14	15 / 14	15 / 45
7	4 / 16	11 / 6	21 / 4	20 / 2	54 / 3	7 / 26

Dans le cas de O. nigerrimus, les conclusions sont les suivantes :

. Pas de différence significative entre la sex-ratio de la descendance des 7 femelles accouplées successivement avec le mâle 1 ($X^2c = 6,36$; $X^20,05 = 12,59$).

. Pas de différence significative entre la sex-ratio de la descendance des 6 premières femelles accouplées avec le mâle 2 (X^2 c = 6,83 ; X^2 0,05 = 11,07).
Augmentation du nombre des mâles dans la descendance de la septième femelle.

. Pas de différence significative entre la sex-ratio de la descendance des 4 premières femelles accouplées avec le mâle 3 (X^2 c = 6,25 ; X^2 0,05 = 7,81). La cinquième femelle n'a pas été fécondée tandis que les femelles 6 et 7 voient la sex-ratio de leur descendance augmenter par rapport à celle des 4 premières femelles.

Pour O. telenomicida, l'analyse statistique indique :

. Pas de différence significative entre la sex-ratio de la descendance des 4 premières femelles accouplées avec le mâle 1 (X^2 c = 0,48 ; X^2 0,05 = 7,81). Les 3 dernières femelles donnent une majorité de mâles dans leur descendance.

. Pas de différence significative entre la sex-ratio de la descendance des 5 premières femelles accouplées avec le mâle 2 (X^2 c = 7,10 ; X^2 0,05 = 9,49). Les 2 dernières femelles voient la sex-ratio de leur descendance se modifier au profit des mâles.

. Pas de différence significative entre la sex-ratio de la descendance des 5 dernières femelles accouplées avec le mâle 3 (X^2 c = 0,49 ; X^2 0,05 = 7,81). Les 2 premières femelles n'ont pas été fécondées.

Il semblerait donc que la sex-ratio puisse être affectée par la fréquence des accouplements du mâle, la quantité de sperme produite par certains mâles commençant à s'épuiser dès le cinquième accouplement.

V - INFLUENCE DES SAISONS SUR LA SEX-RATIO DES OOENCYRTUS

L'étude des variations de la sex-ratio en fonction des saisons a été réalisée en procédant à l'élevage en plein air et durant toute une année de nos trois espèces d'Ooencyrtus.

A chaque génération, 5 couples par espèce étaient prélevés et laissés à l'extérieur sous un abri sommaire constitué de roseaux. L'isolement des différents couples dans des tubes à hémolyse permettait de suivre la sex-ratio de la descendance quotidienne de chaque femelle.

Le tableau 96 résume les résultats obtenus.

- Tableau 96 -

Sex-ratio de O. fecundus (F), O. nigerrimus (N) et O.telenomicida (T) en fonction des générations (G)

Espèces \ Gén.	G_1	G_2	G_3	G_4	G_5	G_6	G_7	G_8	G_9
F	7/197	21/367	8/239	10/252	12/264	5/127	50/423	53/443	55/255
N	66/143	123/310	103/245	117/285	71/129	59/190	121/357	101/329	87/248
T	98/106	142/225	60/96	68/156	25/56	21/48	18/41	80/128	79/148

Pour O. fecundus, l'analyse statistique n'indique aucune différence significative entre la sex-ratio des 6 premières générations (X^2 c = 2,46 ; X^2 0,05 = 11,07). Une augmentation sensible du nombre des mâles s'enregistre à partir de la septième génération.

Dans le cas de O. nigerrimus, aucune différence significative n'apparaît entre la sex-ratio des 5 premières géné-

rations d'une part (X^2 c = 3,80 ; X^2 0,05 = 9,49) et des 4 dernières générations d'autre part (X^2 c = 0,86 ; X^2 0,05 = 7,81). Ces 2 groupes diffèrent cependant d'une façon hautement significative (X^2 c = 11,62 ; X^2 0,01 = 6,63). La proportion des mâles dans la descendance a donc tendance à augmenter en été et en automne.

Exceptée la première génération qui manifeste une sex-ratio très élevée (SR = 0,924), les autres générations de O. telenomicida ne semblent pas affectées dans leur descendance par les saisons (X^2 c = 7,84 ; X^2 0,05 = 14,07).

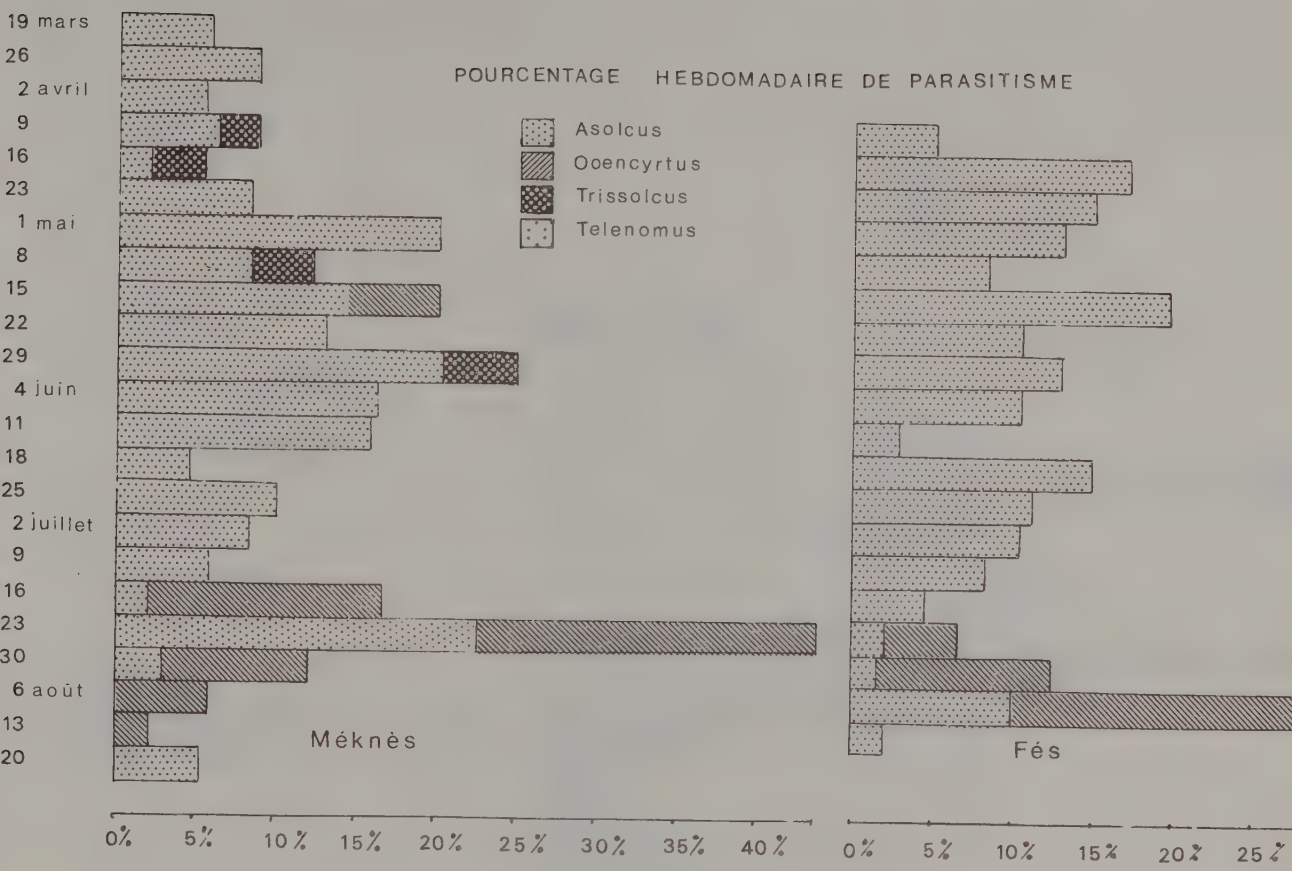
C H A P I T R E X I

UTILISATION DES OOENCYRTUS DANS LA LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE LES AELIA

I - ANALYSE DU PARASITISME NATUREL DES AELIA.

L'étude du parasitisme naturel des pontes d'Aelia a été menée du 12 mars 1973 au 17 septembre 1973 dans quatre stations choisies respectivement à Meknès, Fès, Ifrane et Casablanca. Les figures 20 et 21 indiquent pour chacune de ces stations le pourcentage hebdomadaire des oeufs parasités respectivement par les Asolcus, les Ooencyrtus, les Trissolcus et les Telenomus ainsi que les effectifs des différentes espèces recueillies durant toute l'année. Ces figures indiquent que le complexe des Hyménoptères parasites oophages des Aelia est essentiellement représenté par les genres Asolcus et Ooencyrtus. Le premier de ces deux genres est nettement dominant en début de saison (mars à juin) mais se trouve progressivement supplanté par le second à partir du mois de

PARASITISME NATUREL DES AELIA



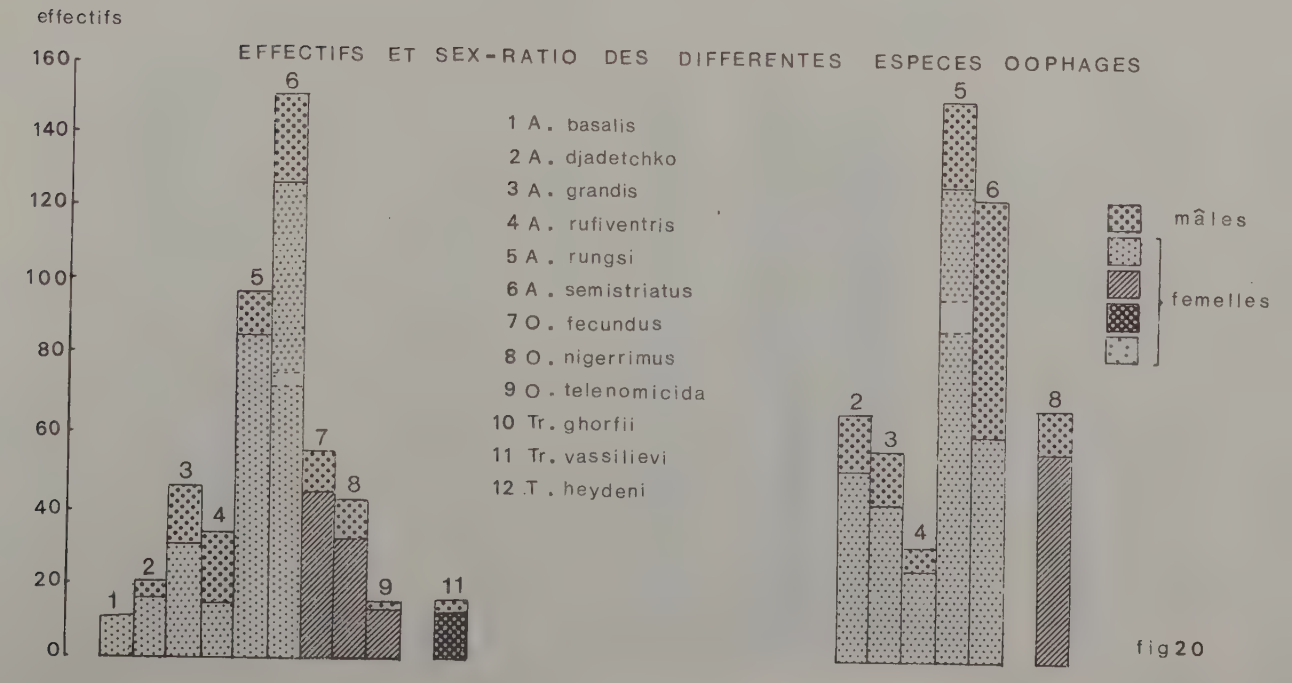
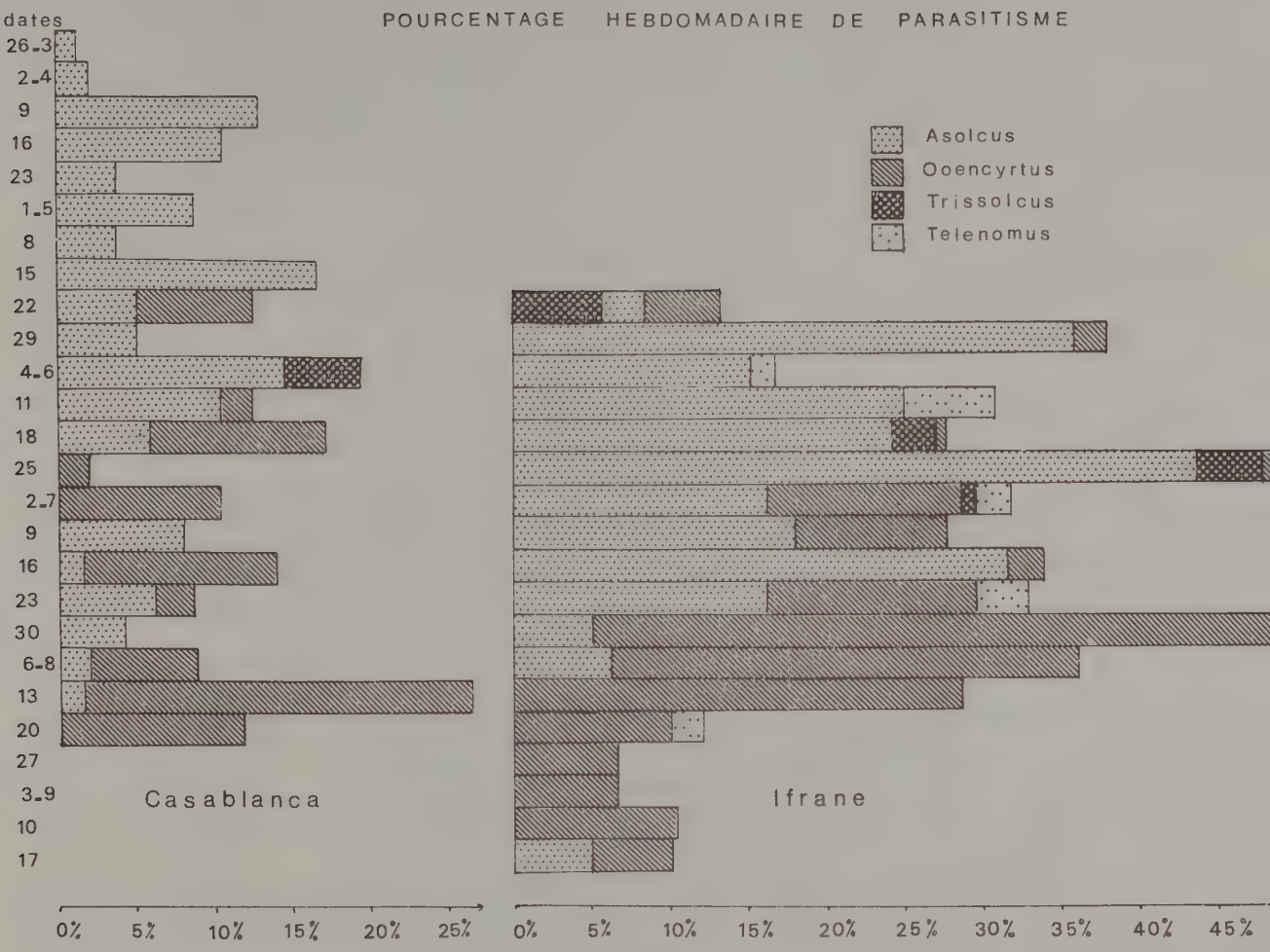


fig 20

PARASITISME NATUREL DES AELIA



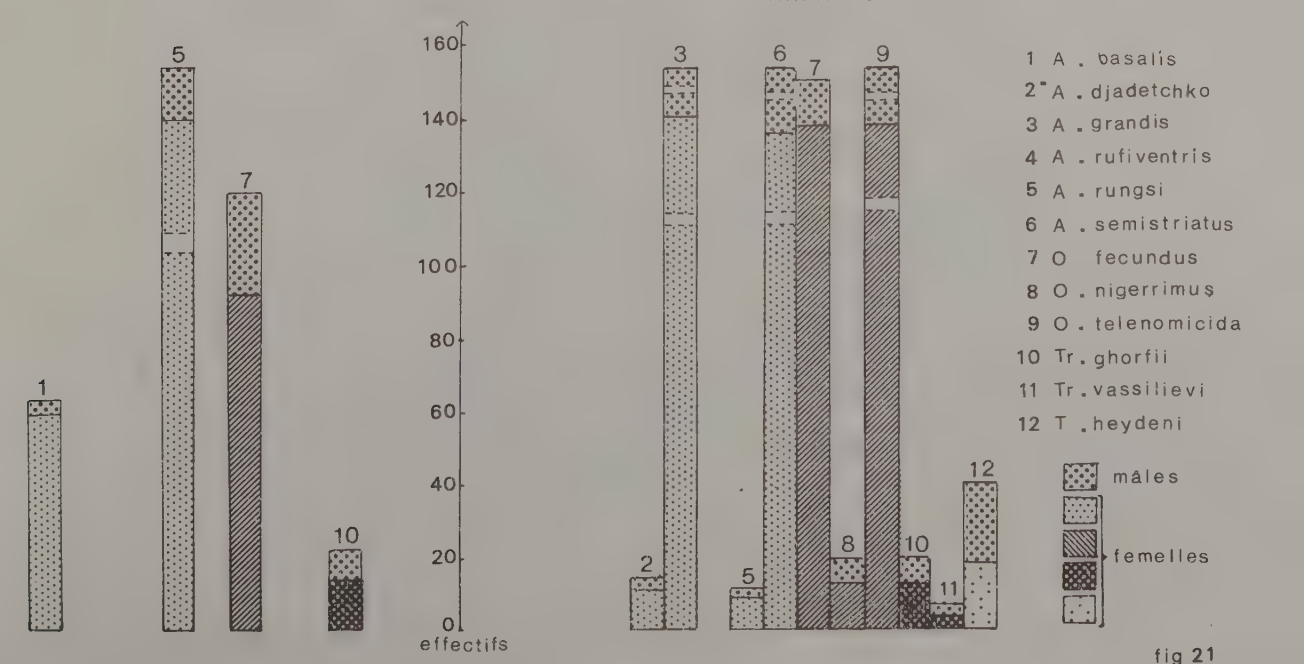


fig 21

juillet. Cette substitution d'un genre par un autre pourrait être le résultat d'une raréfaction des pontes de punaises accompagnée d'une intense compétition interspécifique se faisant au profit des Ooencyrtus (voir chapitre VIII). Il est possible également que les Ooencyrtus soient mieux adaptés aux conditions climatiques estivales que les Asolcus.

Les différents biotopes étudiés diffèrent à la fois par leur richesse en espèces oophages et par la précocité du parasitisme.

La date d'apparition des premiers parasites semble en relation avec les températures printanières ; elle est d'autant plus tardive que ces températures sont plus basses (cas de la station d'Ifrane). La diversité et l'abondance relative des espèces oophages varient selon les localités comme le précise le classement suivant qui indique également la sex-ratio globale de chaque espèce :

- Ifrane : A. semistriatus (73 / 144), O. telenomicida (51 / 178 A. grandis (36 / 186), O. fecundus (15 / 153), T. heydeni (25 / 20), O. nigerrimus (7 / 16), Tr.ghorfii (5 / 15), A. djadetchko (6 / 11), A. rungsi (2 / 11), Tr. vassilievi (3 / 6).
- Meknès : A. semistriatus (29 / 158), A. rungsi (12 / 97), O. fecundus (11 / 48), O. nigerrimus (11 / 35), A. grandis (14 / 32), A. rufiventris (19 / 13), A. djadetchko (5 / 19), Tr. vassilievi (4 / 14), O. telenomicida (1 / 14), A. basalis (0 / 12).
- Fès : A. rungsi (28 / 238), A. semistriatus (73 / 70), O. nigerrimus (14 / 63), A. djadetchko (16 / 57), A. grandis (16 / 48), A. rufiventris (8 / 28).
- Casablanca : A. rungsi (16 / 169), O. fecundus (34 / 101), A. basalis (4 / 65), Tr. ghorfii (9 / 13).

Les deux espèces dominantes sont A. semistriatus pour Ifrane et Meknès et A. rungsi pour Fès et Casablanca. En ce qui concerne les Ooencyrtus, nos résultats du chapitre V semblent se confirmer, avec une bonne adaptation de O. telenomicida

aux basses températures d'Ifrane et une bonne résistance de O. fecundus aux températures élevées de Meknès et Fès, O. nigerrimus occupant une position intermédiaire et préférant le climat assez doux de Casablanca.

D'une façon générale et pour toutes les espèces oophages rencontrées dans les biotopes étudiés, la sex-ratio est nettement en faveur des femelles.

II - ESSAI DE LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE A. GERMARI

Les premiers essais de lutte biologique à grande échelle contre les punaises des blés et plus particulièrement contre Eurygaster integriceps PUT. furent entrepris en Iran au cours des années 1945 à 1947. Deux espèces d'Asolcus (A. semistriatus et A. vassilievi) furent multipliées au laboratoire puis lâchées dans les champs, au moment de la ponte des punaises ; un pourcentage de parasitisme de l'ordre de 70 p. 100 a pu être réalisé (ALEXANDROV, 1948). En Iran, toujours, et plus récemment, MARTIN et Al. (1961) ont effectué des lâchers simples ou combinés de trois espèces d'Asolcus (A. grandis, A. semistriatus et A. vassilievi), à raison de 20 000 à 40 000 parasites à l'hectare et ont pu obtenir un pourcentage de parasitisme variant de 25 à 95 p. cent selon les biotopes ; les faibles pourcentages s'expliquant soit par une très forte infestation primaire suivie d'une période de ponte très active et très courte, soit par un manque de vitalité des parasites résultant d'élevages effectués dans de mauvaises conditions.

En Russie, des lâchers d'A. semistriatus (souche marocaine) et d'A. grandis préconditionnés du point de vue climatique ne donnent pas encore de résultats suffisants ; il semble toutefois que la première espèce soit la plus active et la plus prometteuse (VOEGELE, 1973 b).

De nombreux essais furent entrepris au Maroc de 1963 à 1972 à l'aide de différentes espèces oophages. Malheureusement,

du fait de la faible densité des invasions de punaises durant cette période, des infestations simulées sous forme de pontes de punaises produites au laboratoire et disposées sur les blés avaient dû être rendues obligatoires. Or, on sait (LARAICHI & VOEGELE, 1975) que ces pontes ne peuvent être parasitées qu'accidentellement du fait que les stimuli olfactifs vis-à-vis des parasites oophages émanent des punaises adultes et non de leurs pontes. Une nouvelle expérience réalisée en 1974 en tenant compte de cette observation nous a permis d'éviter cet écueil.

A) Dispositif expérimental.

En vue de préciser la date la plus propice pour un lâcher de parasites oophages, nous avons entrepris le 2 avril 1974 un élevage d'A. germari et d'A. cognata dans des conditions naturelles. Les lots de punaises utilisés ont été récoltés respectivement le 28 mars à Debdou et le 1er avril à Michliffen. La figure 22 montre, pour chaque espèce, le rythme de ponte quotidienne de 50 couples élevés sur blé tendre de la variété 908.

Pour éviter l'influence de l'effet de groupe sur la fécondité, nous avons isolé chaque couple dans un cylindre en matière plastique transparente dont les parois et le couvercle ont été en partie remplacés par de la mousseline.

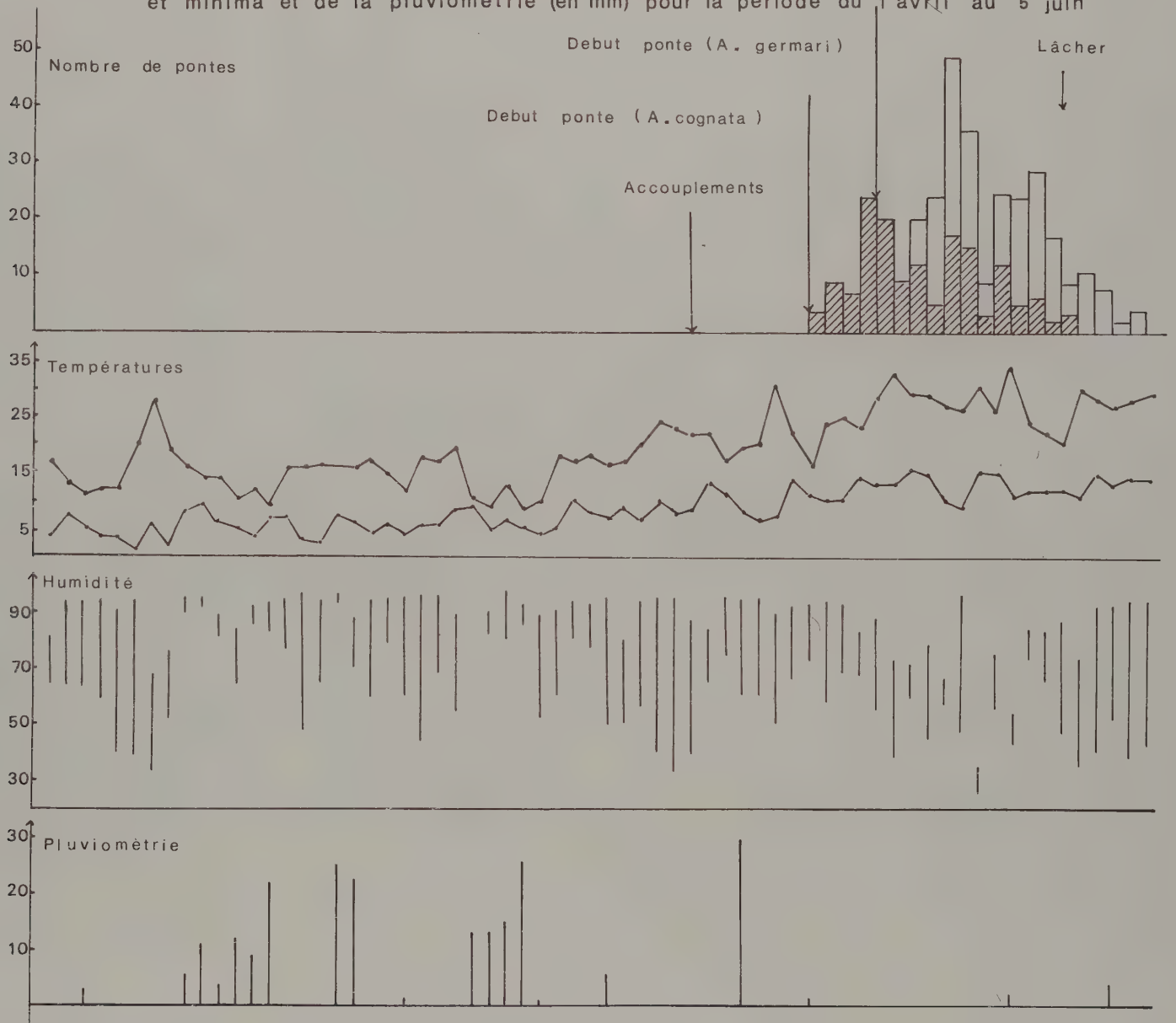
La figure 22 indique également les conditions atmosphériques (température maxima et minima, hygrométrie maxima et minima, pluviométrie) de la période allant du 1er avril au 5 juin.

Les premiers accouplements ont été notés le 9 mai et les premières pontes le 16 mai pour A. cognata et le 20 mai pour A. germari. La ponte s'est étalée respectivement sur 16 et 14 jours avec un maximum enregistré le 19 mai pour A. cognata et le 24 mai pour A. germari.

L'activité de ponte a coïncidé avec la fin d'une période pluvieuse et une augmentation progressive de la température avec des maxima supérieurs à 20°.

ACTIVITE DE PONTE D'AELIA GERMARI ET D'A.COGNATA

Données journalières des températures et humidités maxima et minima et de la pluviomètrie (en mm) pour la période du 1 avril au 5 juin



L'essai proprement dit visait à apprécier l'efficacité comparée d'une espèce d'Asolcus (A. grandis) et d'une espèce d'Ooencyrtus (O. fecundus) préalablement préconditionnées. Le préconditionnement consistait à faire évoluer la génération destinée au lâcher dans des conditions naturelles et sur des pontes d'A. germari, au lieu des pontes de G. semipunctata utilisées au laboratoire. On espérait ainsi habituer à nouveau le parasite à son hôte d'origine ainsi qu'aux fluctuations climatiques du milieu naturel.

Après éclosion, les imagos sont placés dans des boîtes en matière plastique transparente de 10 x 6,5 x 2,5 cm contenant de l'eau et de la nourriture. Après trois jours de nourriture dans des conditions naturelles, les parasites sont rentrés au laboratoire, triés en mâles et femelles à l'aide d'un aspirateur à bouche, dénombrés puis placés dans des boîtes identiques aux précédentes mais destinées cette fois-ci aux lâchers.

Le dispositif utilisé pour ces lâchers est un carré latin 3 x 3 selon le modèle suivant :

T : Témoin non traité,
A : A. grandis
O.: O. fecundus.

L'essai était implanté sur une parcelle de blé tendre, variété 908, située à la ferme d'application de l'Ecole Nationale d'Agriculture de Meknès. Pour remédier au manque de pontes naturelles sur blé dans la parcelle d'essai, nous avons dû installer 9 cages grillagées de 3,15 x 2,10 x 2,20 m, à mailles de 1,5 cm, recouvertes de fine mousseline et espacées l'une de l'autre de 30 m.

Dans chacune de ces cages, nous avons introduit le 25 mai 1974, cinquante couples d'A.germari au stade de ponte. Le 31 mai, la mousseline était enlevée et les parasites lâchés à raison de 600 femelles par parcelle élémentaire. Le lâcher a été effectué au moment du crépuscule de manière à éviter que les parasites ne quittent brusquement la parcelle traitée

au moment de l'ouverture de la boîte. Le 5 juin, les pontes étaient récoltées, mises en tubes de verre fermés par du coton et placés à l'étuve à 30° C jusqu'à l'éclosion.

B) Résultats :

Les conditions atmosphériques de la période allant du 25 mai au 5 juin 1974 sont représentées sur la figure 22 et les résultats de l'essai sont consignés dans le tableau 97.

- Tableau 97 -

Parasitisme des pontes d'A. germari par O. fecundus et A. grandis dans les 9 parcelles élémentaires.

Traitements	T_1	T_2	T_3	A_1	A_2	A_3	O_1	O_2	O_3
Nbre de pontes contrôlées	94	103	74	98	92	94	92	85	104
Nbre d'oeufs contrôlés	1099	1187	882	1109	1068	1055	1077	958	1175
Nbre de pontes parasitées par Asolcus	57	79	66	93	90	86	55	58	68
Nbre d'oeufs parasités par Asolcus	662	725	691	996	970	900	615+	581+	733+
Nbre de pontes parasitées par Ooencyrtus	-	3	-	-	-	2	65	55	62
Nbre d'oeufs parasités par Ooencyrtus	-	25	-	-	-	24	734+	575+	681+
Nbre de pontes multiparasitées	-	-	-	-	-	-	35	36	32
Nbre d'oeufs multiparasités	-	-	-	-	-	-	341	324	264
% de pontes parasitées par Asolcus	60,64	76,70	89,19	94,90	97,83	91,49	59,78	68,24	65,38
% d'oeufs parasités par Asolcus	60,24	61,08	78,34	89,81	90,82	85,31	57,10	60,65	62,38
% de pontes parasitées par Ooencyrtus	-	2,91	-	-	-	2,13	70,65	64,71	59,62
% d'oeufs parasités par Ooencyrtus	-	2,10	-	-	-	2,27	68,15	60,02	57,96
% de pontes multiparasitées	-	-	-	-	-	-	38,04	42,35	30,77
% d'oeufs multiparasités	-	-	-	-	-	-	31,66	33,82	22,47

+ Les oeufs multiparasités ont été inclus dans ces chiffres.

L'analyse statistique des pourcentages de parasitisme montre une nette supériorité d'A. grandis sur O. fecundus. Cette même analyse montre que le parasitisme par les Asolcus a été beaucoup plus important au point du lâcher que trente mètres plus loin.

Le parasitisme observé au niveau des témoins provient bien d'une contamination à partir des parcelles voisines car un sondage au niveau de la faune naturelle du champ de blé, effectué à l'aide de pontes pièges durant toute la période de l'expérience et une semaine avant n'a révélé la présence d'aucune des deux espèces en compétition.

Il semble que la diffusion de O. fecundus à partir des parcelles traitées soit beaucoup moins rapide que celle d'A. grandis. Ce facteur, important dans le cadre d'une campagne de lutte à grande échelle, devra faire l'objet d'une expérimentation plus approfondie destinée à le préciser.

La comparaison statistique des pourcentages d'oeufs parasités au sein des 2 lots de pontes visitées respectivement par les Asolcus et les Ooencyrtus indique que la femelle d'A. grandis a plus tendance à parasiter la presque totalité des oeufs d'une même ponte que celle de O. fecundus.

L'essai consacre donc la supériorité d'A. grandis sur O. fecundus ; nous ne pouvons cependant être catégorique en raison de l'incidence des facteurs climatiques intervenus au moment de l'essai. En effet, nous avons eu à subir un orage violent 48 heures après les lâchers ; O. fecundus étant surtout une espèce à activité estivale il est possible qu'elle ait moins bien supporté cet orage que l'autre espèce.

L'analyse du multiparasitisme dans les parcelles traitées par O. fecundus montre la très nette dominance de cette espèce sur A. grandis. En effet, sur les 929 oeufs multiparasités, 831 ont donné naissance à des O. fecundus et 98 seulement ont donné naissance à des A. grandis.

C) Conclusion :

L'étude de l'activité de ponte d'A. germari et d'A. cognata nous a permis de constater que les premières pontes n'étaient déposées, tout au moins en ce qui concerne l'année 1974, que 45 jours après l'arrivée des punaises dans les champs de blé. Il est donc indispensable si l'on veut éviter des dégâts importants d'intervenir chimiquement contre ces premiers adultes. Un traitement à l'aide d'un produit de choc, non rémanent, appliqué par avion au niveau des lieux de regroupement de punaises avant dispersion et qui a déjà fait ses preuves (VOEGELE & al., 1972) serait à conseiller. Si l'on considère par ailleurs l'hypothèse, à vérifier, d'une invasion progressive, à partir de la périphérie de la parcelle d'arrivée, l'agriculteur pourrait également envisager de traiter le pourtour de son champ de blé.

Une espèce comme A. grandis qui, dans les conditions de notre expérience a donné un pourcentage de parasitisme moyen de l'ordre de 90 p. cent pourrait prendre ensuite le relai et éviter les risques d'une pullulation printanière importante. Il n'est pas également exclu qu'une espèce comme O. fecundus puisse intervenir dans les lieux d'estivation d'Aelia où l'on note souvent une importante activité reproductrice.

Le problème des punaises devrait donc trouver sa solution dans le cadre d'une lutte intégrée combinant judicieusement la lutte chimique et la lutte biologique.

R E S U M E

CONCLUSION GENERALE

Le présent travail concerne la bio-écologie de trois Hyménoptères Encyrtidae (Ooencyrtus fecundus FERR. & VOEG., O. nigerrimus FERR. & VOEG. et O. telenomicida VASS.), leur place au sein du complexe parasitaire des Aelia (Het. Pentatomidae) et les possibilités de leur utilisation dans un programme de lutte intégrée contre les Punaises des Céréales au Maroc.

Nous avons particulièrement approfondi les points suivants :

1) Spécificité parasitaire : 45 espèces appartenant à 6 ordres et 25 familles ont été testées au laboratoire, ce qui a permis de mettre en évidence la très large polyphagie des Ooencyrtus avec cependant une certaine préférence pour les oeufs d'Hétéroptères.

Par de nombreuses prospections effectuées dans différents biotopes marocains nous avons pu montrer l'intérêt de 5 espèces d'Hétéroptères en tant qu'hôtes complémentaires ou de remplacement pour les Ooencyrtus. Il s'agit de 2 scutellerides : Graphosoma semipunctata FABR. et G. lineata L., et de 3 Pentatomidae : Eurydema ornatum L., Dolycoris numidicus HOW.

et Carpocoris fuscipinus BOH.

2) Développement embryonnaire : une étude histologique nous a permis de préciser quelques étapes du développement embryonnaire de O. fecundus.

3) Développement post-embryonnaire : l'observation des mues et la mesure, d'heure en heure, des mandibules ont conduit à la mise en évidence de 4 stades larvaires dont l'étude morphologique a été réalisée par montage dans le liquide de BERLESSE d'une part et coloration au noir chlorazol d'autre part.

Une échelle de développement préimaginal à 20 et 30° a été établie. L'influence de l'hygrométrie sur la mortalité dans l'oeuf-hôte a été également analysée.

L'étude la croissance larvaire a montré l'existence d'une relation exponentielle entre la largeur maximale du corps de la larve et le temps exprimé en heures, la longueur totale subissant, quant à elle, une évolution de type linéaire.

4) Cycle biologique annuel : les Ooencyrtus sont susceptibles d'hiverner aussi bien à l'état préimaginal qu'à l'état imaginal. Dans ce dernier cas, cependant, la présence d'eau et de nourriture s'avère indispensable à la survie des parasites.

Par des élevages en plein air nous avons pu préciser le nombre théorique de générations pour les années 1972-73 et 1973-74 (respectivement égal à 8 et 10).

5) Potentiel reproducteur :l'influence de différents facteurs sur la fécondité a été étudiée :

a) Température : l'optimum thermique se situe entre 25 et 30° C pour O. fecundus et O. nigerrimus. Cette deuxième espèce est cependant plus sensible aux hautes températures que la première. Inversement, la première espèce est plus sensible aux basses températures que la seconde. O. telenomicida se caractérise, quant à elle, par un optimum thermique voisin de 25°, une bonne adaptation aux basses températures et une très

forte sensibilité aux hautes températures.

Par rapport aux températures constantes de 30 et 35°, les femelles de O. fecundus élevées aux températures alternées correspondantes ont une fécondité plus élevée.

Des températures assez basses (20°) ou élevées (35°) agissant au niveau des stades préimaginaux ont un effet défavorable sur la fécondité des femelles quelle que soit la température à laquelle ces femelles sont placées après leur émergence.

b) L'accouplement n'exerce aucune influence sur le potentiel reproducteur.

c) La photopériode à laquelle sont soumises les femelles n'a également aucun effet sur leur fécondité.

d) Nourriture : aucune différence significative n'est apparue entre les fécondités moyennes des femelles élevées respectivement sur miel et lait sucré. La fécondité de ces mêmes femelles est cependant significativement supérieure à celle des femelles élevées sur saccharose.

e) Effet de nombre : la surpopulation a un effet dépressif sur la fécondité de O. telenomicida.

f) Nature de l'hôte d'origine : les femelles de O. fecundus et de O. nigerrimus issues d'oeufs de Solenostethium lynceum F. ont un pouvoir reproducteur supérieur à celui des femelles issues d'oeufs d'Aelia cognata FIEBER.

g) Nature de l'hôte parasité ; des femelles issues d'un élevage permanent sur A. cognata et transférées sur pontes de G. semipunctata ont une fécondité inférieure à celle des témoins maintenues sur pontes d'A. cognata. Une accoutumance au nouvel hôte est cependant possible ; elle demande 12 générations environ dans le cas de O. fecundus, alors qu'au bout de ce même délai les femelles de O. nigerrimus et de O. telenomicida continuent à déposer davantage d'oeufs dans les pontes

d'A. cognata.

h) Superparasitisme : on note une baisse de la fécondité quand le nombre de femelles issues d'un même oeuf d'A. cognata ou de S. lynceum augmente.

i) Densité relative de l'hôte : la ponte des femelles ne subit aucune réduction significative lorsque la densité de l'hôte passe de 24 oeufs / femelle / jour à 1 oeuf / femelle / jour. La diminution du nombre d'oeufs hôtes disponibles s'accompagne cependant d'une augmentation du superparasitisme.

j) Répartition de l'hôte dans le temps :

. la diminution du temps de présence de l'hôte de 24 à 8 heures par jour ne donne lieu à aucune baisse de fécondité.

. l'absence d'hôte un jour sur deux ne modifie également pas le potentiel reproducteur des Ooencyrtus.

. la ponte des femelles privées d'hôte 2 jours sur 3 est significativement inférieure à celle des femelles qui en sont pourvues quotidiennement.

. l'absence d'hôte durant les premiers jours de la vie imaginale ne provoque aucune baisse de fécondité.

Le fonctionnement ovarien est discuté à l'issue de ce paragraphe.

6) Durée de vie : elle est influencée par différents facteurs :

- Une diminution régulière de la longévité s'observe quand on passe de 20 à 35°. O. telenomicida apparaît comme étant l'espèce la plus sensible aux hautes températures mais présente, par contre, une durée de vie remarquable aux basses températures.

Les femelles de O. fecundus élevées aux températures alternées de 30 et 35° ont une durée de vie supérieure à celle des femelles élevées à la température constante de 35°. Aucune

différence significative avec les femelles maintenues constamment à 30° n'a, par contre, été décelée.

La longévité est également influencée par la température de développement préimaginal.

- La présence d'oeufs d'Aelia provoque une augmentation de la durée de vie entre 25 et 35°. A la température de 20°, au contraire,le contact avec l'hôte n'exerce aucune influence significative sur la longévité des femelles.

- Aucune différence significative n'apparaît entre la longévité des femelles vierges et celle des femelles fécondées.

- Les femelles de O. nigerrimus vivent plus longtemps que les mâles. Dans le cas de O. telenomicida, au contraire, la longévité des femelles n'est pas significativement différente de celle des mâles.

- Il n'y a pas de différence significative entre les longévités des femelles élevées respectivement sur lait sucré et sur miel. La longévité de ces mêmes femelles est cependant significativement supérieure à celle des femelles élevées sur saccharose.

7) Influence de l'hôte sur le comportement de ponte.

- Par des expériences in vitro et en plein air nous avons pu montrer que la découverte de l'hôte faisait intervenir des stimuli olfactifs en provenance des punaises adultes.

- O. fecundus et O. nigerrimus ont une préférence pour les pontes d'Aelia moyennement développées, voire fraîches (O. fecundus), tandis que O. telenomicida sélectionne surtout les pontes suffisamment évoluées.

- Les femelles d'Ooencyrtus possèdent un pouvoir de discrimination remarquable et évitent, lorsqu'elles ont suffisamment d'hôtes sains à leur disposition, de superparasiter des oeufs présentant déjà un pédoncule. La tendance au superparasitisme augmente cependant lorsque les oeufs hôtes se font rares.

- Un élevage durant 10 générations consécutives sur pontes d'Aelia parasitées par Asolcus a permis d'accentuer la tendance à l'hyperparasitisme manifestée par les Ooencyrtus sans pour autant faire perdre aux femelles la faculté de reconnaître des pontes saines de celles qui ne le sont pas.

8) Compétition intra et interspécifique :

- Les oeufs de Solenostethium superparasités par O. fecundus ou O. nigerrimus ne donnent naissance qu'au premier parasite, le second étant éliminé soit au stade embryonnaire, soit au premier stade larvaire. l'élimination ne devient cependant la règle qu'à partir du moment où le premier parasite atteint le stade L_2 pour O. fecundus et le stade L_3 pour O. nigerrimus.

- Dans le superparasitisme immédiat des oeufs d'Aelia, la compétition interspécifique entre les trois espèces d'Ooencyrtus prises 2 à 2, révèle que O. fecundus a tendance à éliminer O. nigerrimus, ces deux espèces étant par ailleurs constamment dominées par O. telenomicida.

Lorsque le superparasitisme est différé de plus de 30 heures, la compétition se fait généralement au profit du premier parasite.

- Dans le multiparasitisme des oeufs d'Aelia, O. fecundus l'emporte toujours sur les Asolcus et les Trisolcus.

Les modalités d'élimination des larves surnuméraires sont discutées.

9) Interactions hôte-parasite.

- La taille du parasite augmente quand le volume de l'oeuf-hôte s'accroît.

- Il n'y a aucune différence significative entre les durées de développement préimaginal des femelles issues respectivement de pontes fraîches et de pontes évoluées d'A. germari.

Ces mêmes femelles manifestent cependant une durée de développement significativement inférieure à celle des femelles nées à partir d'oeufs de S. lynceum.

- L'action du parasite sur l'hôte se traduit par un noircissement du vitellus dont l'origine est discutée.

10) Déterminisme du sexe :

a) Cas de O. fecundus :

- En élevage permanent à 30°; la descendance de O. fecundus est exclusivement femelle, alors qu'à 35°, elle est uniquement mâle.

- Le sexe de la progéniture est influencé par le régime de température auquel la femelle a été soumise avant l'émission du lot d'oeufs concerné.

- L'influence de la température sur le déterminisme ultérieur du sexe s'exerce aussi bien pendant la période de développement préimaginal qu'après l'émergence des femelles ; elle est cependant plus accentuée dans ce dernier cas que dans le premier.

- Les effets d'un changement de température intervenant au cours de la vie imaginale des femelles sur la sex-ratio de la descendance ne se font sentir qu'au bout d'un laps de temps qui n'est jamais inférieur à 24 heures. Ce laps de temps est plus élevé quand on passe de 35 à 30° que quand on passe de 30 à 35°.

- La température de 35° a des effets plus accentués et plus persistants sur la sex-ratio de la descendance que la température de 30°.

- L'accouplement n'a aucun effet sur la sex-ratio.

b) Cas de O. nigerrimus :

- La sex-ratio est influencée par le superparasitisme :

. Lorsque deux parasites coexistent dans un même oeuf d'Aelia, ils sont généralement du sexe opposé. Il semblerait que la femelle ait tendance à déposer un oeuf non fécondé dans un hôte qui a déjà été parasité une première fois.

. Lorsque plusieurs parasites se développent dans un même oeuf de Solenostethium, les femelles dominent nettement.

- La sex-ratio peut être également affectée par la fréquence des accouplements du mâle, la quantité de sperme produite par certains mâles commençant à s'épuiser dès le cinquième accouplement.

11) Parasitisme naturel.

L'évolution du parasitisme naturel des pontes d'Aelia par les Ooencyrtus a été suivie dans 4 stations choisies respectivement à Meknès, Fès, Ifrane et Casablanca. Il ressort de cette étude que le complexe des Hyménoptères parasites oophages des Aelia est essentiellement représenté par les genres Asolcus et Ooencyrtus. Le premier de ces deux genres est nettement dominant en début de saison (mars à juin) mais se trouve progressivement supplanté par le second à partir du mois de juillet.

De l'ensemble de ce travail il ressort que, parmi les 3 espèces d'Ooencyrtus étudiées, O. fecundus est celle qui présente les caractéristiques bio-écologiques les plus intéressantes en matière de limitation des populations d'Aelia. Cette espèce a donc été retenue pour un essai de lutte biologique dans lequel nous avons également testé l'efficacité d'Asolcus grandis THOMSON.

Bien que les résultats aient été en faveur de cette dernière espèce, nous pensons que O. fecundus pourrait jouer un rôle important dans les lieux d'estivation d'Aelia où l'on enregistre fréquemment une importante activité reproductrice. Les Ooencyrtus semblent, en effet, mieux adaptés aux conditions climatiques de l'été que les Asolcus et pourraient donc prendre le relai dans un programme de lutte biologique contre les punaises des blés. Cette lutte biologique devrait être complétée par

une lutte chimique visant à détruire les punaises dans les zones où elles se regroupent pour s'alimenter et copuler avant de se disperser pour la ponte. Les traitements à conseiller dans ce cas sont (VOEGELE & al. 1972) la pulvérisation par avion de diméthoate à raison de 400 g de matière active par hectare.

Dans le cadre d'une lutte intégrée, d'autres mesures peuvent être préconisées :

- Création de stations refuges permettant aux parasites de survivre en hiver et de se reproduire en été aux dépens d'hôtes secondaires.

- Utilisation de variétés de blé résistantes et de plantes pièges tel que le Lolium perenne sur lequel se rassemblent de préférence les punaises.

- Destruction des punaises hivernantes par apport artificiel de spores de Beauveria bassiana.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABBAS, H.M. & SHABBIR, S.G. - 1961. Distribution and control of Eurygaster species (wheat bug) in Pakistan. - Agric. Pakist., 12 (4), 632-637.

- ABIR, M. - 1973. Etude morphologique et biologique de Solenostethium lynceum F. (Het. Pentatomidae).- Mémoire pour l'obtention du titre d'Ingénieur de 1'E.N.A.- Meknès.

- ACHARD, E. & ADLE, A.H. - 1927 . Le "souné" ou "sen" (Eurygaster integriceps) et ses dégâts en Syrie et en Perse. - Conf. int. Blé, 1927, 46 pp., Rome.

- AHMAD, T. - 1936. The influence of ecological factors on the Mediterranean flour moth Ephestia kühniella and its parasite Nemeritis canescens. - J. anim. Ecol. 5, 57-93.

- ALAM, M.S. - 1958. Life-cycle and host-parasite relationship in the field and the larval anatomy of Metaphycus taxi ALAM. - Proc. Tenth. Intern. Cong. Entom., 4, 879-887.

- ALEXANDER, R.D. & BIGELOW, R.S. - 1960. Allochromic speciation in field crickets and a new species, Acheta veletis, Evolution 14, 334-346.

- ALEXANDER, R.D. - 1968. Life cycles origins, speciation, and related phenomena in crickets. - Quart. Rev. Biol. 43, 1-41.

- ALEXANDROV, N. - 1947. Eurygaster integriceps PUT. à Varamine et ses parasites (in Persian). - Ent. Phytop. Appl. 5, 29-41.

- 1948. Eurygaster integriceps PUT. à Varamine et ses parasites. - Entom. et Phytopath. Appl. Téhéran, 5, 29-41 ; 6-7, 28-47 ; 8, 16-52 (en Iranien, résumé en Français).

- ALFARO, A. - 1956. Notas sobre el garapatillo del trigo Aelia rostrata BOH., en Aragon. - Bol. Pat. Veg. Ent. Agric., 21, 19-37.

- ALKAN, B. - 1952. Schaden und Bekämpfung von Getreidewangen (Eurygaster integriceps PUT und Aelia rostrata BOH.) in der Turkei. - Trans 9 th. Int. Congr. Ent., 1, 623-626.

- ALLEN, J.A. - 1877.The influence of physical conditions in the genisis of species. - Radical Rev., 1, 108-140.

- ALMEIDA, E.S. - 1936. Uma praga de trigo "A povearinka" (Eurygaster austriacus SC.)._Noticias agricola. - Lisboa.

- ALTSON, A.M. - 1920. The life-history and habits of two parasites of blow-flies.- Proc. Zool. Soc. Lond., pp.195-243.

- ANDROIC, M. - 1956. Contribution à l'étude de Cnethocampa pityocampa SCHIFF._Rev. Path. Veg., 35, 251-262.

- ANNECKE, D.P. - 1965. Records and descriptions of African Encyrtidae. - J. Ent. Soc. sth. Afr., Pretoria, 28, 217-229.

- APPLEBAUM, S.W. ; TADMOR, U. & PODOLER, H.- 1970. The effect of starch and of a heteropolysaccharide fraction from Phaseolus vulgaris on development and fecundity of Callosobruchus chinensis (Coleoptera : Bruchidae). - Ent. Exp. & Appl., 13, 61-70.

- ARNOLD, J.W. - 1971. Haemocytology in insect biosystematics : the prospect. - Can. Ent., 104, 655-659.

- ARNOL'DI, K.V.. - 1955. Hibernation of Eurygaster integriceps PUT. in the mountains of Kuban in the light of investigations in 1949-1953 (in Russian).- In Fedotov, D.M. Ed. Eurygaster integriceps, 3, 171-237, Moscow, Akad. Nauk SSSR.

- ARTHUR, A.P. - 1962. Influence of host tree on abundance of Itoplectis conquisitor SAY. (Hym. Ichneumonidae) a polyphagous parasite of the European pine shoot moth Rhyacionia buoliana SCHIFF (Lep. Olethreutidae)._Can. Ent., 94, 337-347.

- ASHMEAD, W.H.- 1887. Encyrtus anasae n. sp. - Bul. U.S. Dept. Agric. Div. Ent., 14, 23-24.

- 1893. Encyrtus clisiocampae n. sp.- Tech. Ser. Bul. Ohio. Agric. Expt. Sta., 1, 163.

- 1900. On the genera of the Chalcid flies belonging to the subfamily Encyrtinae.- Proc. U.S. Mus. 22 (1202), 323-412.

- 1905. New hymenoptera from the Philippine Islands._Canad. Ent., 1905, 3-8.

- ATWAL, A.S. - 1959. Oviposition behaviour of Diadromus (Thyraella) collaris GRAV., a parasite of cabbage diamond-back moth, Plutella maculipennis CURT. - Proc. Nat. Inst. Sc. India, 25 (2), 80-86.

- ATWAL, A.S. & SINGH, S. - 1971. Influence of different levels of temperature and relative humidity on the speed of development, survival and fecundity of Macropes excavatus DISTANT (Hemiptera : Lygaeidae).- Indian J. Ent., 33 (2), 166-171.

- AUBERT, J.F.- 1954. Observations préliminaires sur le déterminisme du sexe chez quelques Ichneumonides Pimplines élevées dans des nymphes de Tenebrio molitor L. - Rev. Path. Veg. et Ent. Agr. Fr., 33 (2), 102-107.

- 1955. Un état prénymphal nouveau chez les Hyménoptères Ichneumonides.- Rev. Path. Vég. & Ent. Agr. France, 34 (3), 159-163.

- 1960. Nouvelle expérience permettant de disposer du sexe chez quelques Ichneumonidae Pimplinae.- C.R. Acad. Sc. Paris, 251, 1672-1673.

- AVIDOV, Z ; ROSSLER, Y. & ROSEN, D. - 1967. Studies on an Israel strain of Anagyrus peudococci GIRAULT (Hym. Encyrtidae). II. Some biological aspects. - Entomophaga, 12 (2), 111-118.

- AZEVEDO E SILVA, F. & SERRAO NOGUEIRA, C.D. - 1965. Notas sobre a entomofauna florestal portuguesa. - Archos Mus. Bocage, (2), 1, n° 4, 57-66.

- BAETA NEVES, C.M. & AZEVEDO E SILVA, F.- 1944. Nota sôbre a aplicação de luta biologica na campanha da Lymantria. - Bol. Junta nac. Cortiça, n° 63, 101-103.

- BAKKER, K. ; BAGCHEE, S.N. ; ZWET, W.R.V. & MEELIS, E.- 1967. Host discrimination in Pseudeucoila bochei (Hymenoptera : Cynipidae).- Ent. Exp. & appl., 10, 295-311.

- BALDUF, W.V. - 1926. Telenomus cosmopeplae GAHAN, an egg parasite of Cosmopepla bimaculata THOMAS. - J. Econ. Ent., 19, 829-841.

- BARBER, G.W.- 1937. Variation in populations and in size of adults of Trichogramma minutum RILEY emerging from eggs of Heliothis obsoleta FAB.- Ann. Ent. Soc. Amer., 30 (2), 263-268.

- BARBIER, M.- 1968. Biochimie de l'Abeille.- Traité de Biologie de l'Abeille, MASSON & CIE, Tome I, pp. 378-409.

- BARBULESCU, A.- 1967. Some aspects of the bionomics and ecology of cereal bugs.- Anal. Sect. Prot. Pl. Inst. Cent. Cerc. Agric., 3, 169-176.

- BARKER, J.S.- 1952. Fecundity and total nitrogen and lipid contents of the green pea aphid (Macrosiphum pisi KALT) as affected by nutritional changes in the garden pea (Pisum sativum L.)- Iowa St. coll. J. Sci., 26, 162-164.

- BARLOW, J.S.- 1962. An effect of parasitism on haemolymph electropherograms.- J. Insect Path., 4, 274-275.

- BARRAS, D. ; WIYGUL, G. & VINSON, S.B.- 1969. Amino acid in the haemolymph of the tobacco budworm, Heliothis virescens FAB., as affected by its habitual parasite, Cardiochiles nigriceps VIERECK.- Comp. Biochem. Physiol., 31, 707-714.

- BARTLETT, B.R. & BALL, J.C.- 1964. The developmental biologies of two Encyrtid parasites of Coccus hesperidum and their intrinsic competition.- Ann. Ent. Soc. of America, 57 (4), 496-503.

- BATZAKIS, B.D.- 1974. Comparative morphology of the greek species of the genus Aelia FABRICIUS, 1803 (Heteroptera ; Pentatomidae).- Annls Inst. phytopath. Benaki, (N.S.), 11, 1-29.

- BAUMBERGER, J.P.- 1914. Studies in the longevity of insects.- Ann. Ent. Soc. Amer., 7, 323-353.

- BEAVER, R.A.- 1966. The biology and immature stages of Entedon leucogramma RATZBURG (Hymenoptera : Eulophidae), a parasite of bark beetles.- Proc. R. Ent. Soc. Lond. Ser. A, 41, 37-41.

- BECK, S.D.- 1968a. Environmental photoperiod and the programming of insect development, in "Evolution and Environment".- Yale University Press, 279-296.

1968b. Insect Photoperiodism.- Academic Press, 288 pp.

- BELEHRADEK, J.- 1926. Sur la formule générale exprimant l'action de la température sur les processus biologiques. C.R. Soc. Biol., 95, 1449-1452.

- BELING, I.- 1932. Zur biologie von Nemeritis canescens GRAV. (Hymen. Opion.) I. Züchtungserfahrungen and ökologische Beobachtungen.- Z. angew. Entomol., 19, 223-249.

- BENASSY, C.- 1958. Influence de l'hôte dans la croissance endoparasitaire de quelques Hyménoptères Chalcidiens, parasites de Cochenilles Diaspines.- Compt. Rend. Séanc. Acad. Sc., 246, 179-181.

- BENEDEK, P.- 1971. On differences in the seasonal activity of cereal bugs and notes on the specific composition of their populations in Hungary.- Acta Phytop. Acad. Sc. Hung., 6 (1/4), 191-200.

- BENNETT, F.D. & BROWN, S.W.- 1958. Life history and sex determination in the discipline scale, Pseudaulacaspis pentagona TARG.- Can. Entomologist, 90, 317-325.

- BENSEBBANE, C.- 1973. Recherche et étude des gites d'hiver des punaises des céréales dans la Wilaya de Tiaret.- Thèse, Diplôme Ing. Agr., INA, 59 p., Alger.

- BENSON, J.F. - 1973. Intraspecific competition in the population dynamics of Bracon hebetor SAY. (Hym. Braconidae).- Journ. Anim. Ecol., 42 (1), 105-124.

- BERGERARD, J.- 1961a. Intersexualité expérimentale chez Carausius morosus BR.- Bull. Biol. Fr. Belg., 95, 273-300.

- 1961b. Analyse de la période sensible à la température pour la différenciation sexuelle de Carausius morosus.- C.R. Acad. Sci., 253, 2149-2151.

- 1972. Environmental and physiological control of sex determination and differentiation.- Ann. Rev. Ent., 17, 57-74.

- BERGMANN, C.- 1847. Uber die verhältnisse der wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse.- Göttinger Stud., 1, 595-708.

- BERTALANFY, L.- 1942. Theoretische Biologie.II. Borntraeger, Berlin-Zehlendorf (cité par GERE, 1956).

- BESS, H.A.- 1936. Biology of Leschenaultia exul TOWNSEND, a tachinid parasite of Malacosoma americana FAB. and M. disstria HUBNER.- Ann. Ent. Soc. Amer., 29, 593-613.

- BILIOTTI, E.- 1955. Vie endoparasitaire et diapause chez Phryxe secunda B B.- Comp. Rend. Acad. Sci. Paris, 240, 915-916.

- 1956 a. Biologie de Phryxe caudata RONDANI (Dipt. Lavaevoridae) parasite de la Chenille Processionnaire du Pin (Thaumetopoea pityocampa SCHIFF.- Rev. Path. Vég. & Ent. Agr. France, 35 (1), 50-64.

- 1956 b. Eléments de la Spécificité parasitaire chez les Tachinaires.- Proc. Tenth. Intern. Congress Ent., 4, 751-758.

- 1958. Les parasites et prédateurs de Thaumetopoea pityocampa SCHIFF (Lépidoptera).- Entomophaga, 3 (1) 23-34.

- 1961. Les problèmes de systématique dans les recherches écologiques sur les insectes entomophages.- Entomophaga, 6 (2), 117-123.

- 1963. Caractères particuliers de la nutrition chez les insectes entomophages.- Ann. Nutr. Alim., 17 (1) 319-327.

- BOLIVAR, D.I. & CHICOTE, D.C.- 1879. Enumération de los Hemipteres observatos en Espanã y portugal.- Anal. Soc. Esp. Hist. Nat., 8, 147-186.

- BONHOMME, R. ; P. CHARTIER & C. VARLET-GRANCHER.- 1971. Assimilation nette, utilisation de l'eau et microclimat d'un champ de maïs. II. Eclairement d'un plan horizontal au-dessus et aux différents niveaux de la culture.- Ann. Agron., 22 (4), 383-396.

- BONNEMAISON, L.- 1951. Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les Aphidinae.- Ann. Epiphyties, 1, 1-204.

- BONNEMAISON, L. & JOURDHEUIL, P.- 1954. L'Altise d'hiver du Colza (Psylliodes chrysocephala L.).- Ann. Epiphyties, 4, 345-524.

- BONNEMAISON, L.- 1960. Etude de quelques facteurs de la fécondité et de la fertilité chez la Noctuelle du chou (Mamestra brassicae L.) I. Action de la température.- Bull. Soc. Ent. France, 65, 196-206.

- 1964. Action inhibitrice d'une longue photopériode et d'une température élevée sur l'apparition de sexupares ailés de Dysaphis plantaginea (Hom. Aphididae).- C.R. Ac. Sci., 259 (9), 1768-1770.

- 1965 a. Facteurs conditionnant l'apparition des mâles chez l'aphide Dysaphis plantaginea PASS.- C.R. Acad. Sci, 260, 318-319.

- 1965 b. Recherches sur la détermination de la production des sexupares ailés et des mâles de Dysaphis plantaginea.- Ann. Soc. Entomol. Fr., 1, 659-688.

- 1972. Diapause et superparasitisme chez Trichogramma evanescens WESTWOOD.- Bull. Soc. Ent. Fr., 122-132.

- BOULETREAU, M. & David, J.- 1967. Influence de la densité de population larvaire sur la taille des adultes, la durée de développement et la fréquence de la diapause chez Pteromalus puparum L. (Hym. Chalcidien).- Entomophaga, 12 (2), 187-197.

- BOWEN, R.W. & VERNON, M.S.- 1966. Effect of temperature on the production of males and sexual mosaïcs in a uniparental race of Trichogramma semifumatum PERKINS (Hymenoptera : Trichogrammatidae). - Ann. Ent. Soc. Amer., 59 (4), 823-834.

- BRENIERE, J.- 1965. Les Trichogrammes parasites de Proceras sacchariphagus BOJ. Borer de la canne à sucre à Madagascar. II; Etude biologique de Trichogramma australicum GIR.- Entomophaga, 10 (2), 99-117.

- BRIDGES, C.B.- 1925. Sex in relation to chromosomes and genes.- Am. Nat., 59, 127-137.

- 1939. Cytological and genetical basis of sex.- In Sex and Internal secretions, ed. E. Allen, C.H. Danforth, E.A. Doisy, 15-63, Baltimore.

- BROUSSAL, G.- 1966. Etude d'un complexe parasitaire : les Hyménoptères parasites et hyperparasites de Brevicoryne brassicae (Hom. Aphididae).- Thèse Docteur Es Sciences Naturelles, Reims, 187 pp.

- BROWN, S.W. & BENNETT, F.D.- 1957. On sex determination in the diaspine scale Pseudaulacaspis pentagona TARG.- Genetics, 42, 510-523.

- BROWN, E.S. & ERALP, M.- 1962. The distribution of the species of Eurygaster LAP. (Hemiptera, Scutelleridae) in Middle East countries.- Ann. Mag. Nat. Hist., 13, (5), 65-81.

- BROWN, E.S. - 1962. Notes on parasites of Pentatomidae and Scutelleridae (Hemiptera-Heteroptera) in Middle East Countries, with observations on biological control.- Bull. Entom. Res., 53 (2), 241-256.

- BRUNSON, M.H.- 1937. The influence of the instars of host larvae on the sex of progeny of Tiphia popilliavora ROH.- Science, 86, 197.

- BULLMANN, O. & FABER, W.- 1958. Studies on the cereal-bug problem.- Pflanzenschutz berichte, 20 (3-10), 33-160.

- BUROV, V.N.- 1962. Factors determining the dynamics of numbers and injuriousness of Aelia bugs (Heteroptera, Pentatomidae) in the virgin lands of northern Kazakhstan. (in Russian).- Rev. Ent. U.R.S.S., 41 (2) 262-273.

- CALLAHAN, P.S.- 1969. The radiation environment and its relationship to possible methods of environmental control of insects.- Proceedings of the Tall Timbers Conference on Ecology of Animal Control Habitat Management, 1, 85-108.

- 1973. Studies on the shootborer Hypsipyla grandella ZELLER (Lep. Pyralidae). XIX. The antenna of insects as an electromagnetic sensory organ.- Turrialba, 23 (3), 263-274.

- CALLAN, E.M.S.- 1943. Natural enemies of the Cacao Thrips.- Bull. Ent. Res., 34 (4), 313-321.

- CALS- USCIATI, J.- 1969. Influence de l'état physiologique de l'hôte Ceratitis capitata WEID (Diptera) sur le développement du parasite Opius concolor SZEPL. (Hymenoptera).- C.R. Acad. Sc. Paris, 269, 342-344.

- CAN, E.- 1960. Laboratory investigations on the reproductive capacity of Hadronotus carinatus MASNER.- Z. angew. Ent., 45 (4), 411-414.

- CANIZO, J.D.- 1935. Pentatomides perpidiciales al trigo.- C.R. VI Congr. Intern. Entom., 649-686.

- CARLE, P.- 1965. Essai d'analyse expérimentale des facteurs conditionnant la fécondité chez la Bruche du Haricot (Acanthoscelides obtectus SAY.).- Ann. Epiphyties, 16 (3), 215-249.

- CARTON, Y.- 1971. Biologie de Pimpla instigator F. (Ichneumonidae, Pimplinae). I. Mode de perception de l'hôte.- Entomophaga, 16 (3), 285-296.

1974. Biologie de Pimpla instigator F. (Ichneumonidae : Pimplinae).- Ent. Exp. & Appl., 17, 265-278.

- CAYROL, R. ; JOURDHEUIL, P. & MISSONNIER, J. - 1963. Mise en évidence d'un état de "diapause anticipée" chez certains insectes.- C.R. Acad.Sc., 256, 1850-1852.

- CHACKO, M.J.- 1963. The phenomenon of superparasitism in Trichogramma evanescens minutum RILEY and Bracon gelechiae ASHMEAD.- Agra. univ. Journ. Res, 12, 189-192.

- 1969a. The phenomenon of superparasitism in Trichogramma evanescens minutum RILEY.- Beitr. Ent. 19, 617-635.

- 1969b. Superparasitism in Trichogramma evanescens minutum RILEY, an egg parasite of sugarcane and maize borers in India. II. Causes of superparasitism.- Beitr. Ent., 19, 637-642.

- CHARTIER, P. ; A. PERRIER & M. VERBRUGGHE.- 1971. Assimilation nette, utilisation de l'eau et microclimatologie d'un champ de maïs. I. Objectifs et présentation du dispositif expérimental de la Minière.- Ann. Agron., 22 (4), 367-381.

- CHEPETILNIKOVA, V.A. & GUSEV, G.V.- 1970. Etude sur la lutte biologique contre la Punaise des Céréales en URSS (Eurygaster integriceps PUT).- Colloque franco-soviétique sur l'utilisation des entomophages.- Ann. Zool. Ecol. Anim., n° hors série.

- CHEWYREUV, I.- 1913. Le rôle des femelles dans la détermination du sexe de leur descendance dans le groupe des Ichneumonides.- Compt. Rend. Soc. Biol., 74, 695-699.

- CHINA, W.E. & LODOS, N.- 1959. A study of the taxonomy characters of some species of Aelia F. (Heteroptera-Pentatomidae).- Ann. Magaz. of Nat. hist., (ser.13), 2, 577-602.

- CLANCY, D.W.- 1946. Natural enemies of some Arizona Cotton Insects.- J. Econ. Ent., 39 (3), 326-328.

- COHET, Y.- 1972. Influence de l'environnement préimaginal sur l'activité sexuelle des adultes de Drosophila melanogaster : effets d'une basse température de développement.- C.R. Acad. Sc., 274, 3102-3105.

- COUSIN, G.- 1967. Considérations sur la notion d'Espèce à propos des échanges géniques dans un cercle syngame de Gryllides cosmopolites.- Ann. Soc. Ent. Fr., 3 (3), 527-565.

- COUTURIER, A. & ROBERT, P.- 1955. Recherches sur le comportement du Hanneton commun (Melolontha melolontha L.) au cours de sa vie aérienne.- Ann. Epiphyties, 6 (1) 19-60.

- 1958. Recherches sur les migrations du Hanneton commun (Melolontha melolontha L.).- Ann. Epiphyties, 9 (3), 257-328.

- CRAWFORD, J.C.- 1913. Descriptions of new Hymenoptera.- Inst. Proc. U.S. Nation. Mus., 46, 343-352.

- 1916. Nine new species of Hymenoptera.- Insect. Instit. Washington, 4, 101-107.

- CUENOT, L.- 1936. L'espèce.- G. DOIN & CIE, Paris, 310 p.

- CUSHMAN, R.A. - 1926. Location of individual hosts versus systematic relation of host species as a determining factor in parasitic attack.- Proc. entomol. Soc. Washington, 28, 5-6.

- DAVID, J.- 1967. Méthodes d'évaluation des besoins nutritionnels des insectes élevés sur milieux artificiels.- Ann. Nutr. Alim., 21, 25-54.

- DAVID, J. & CLAVEL, M.F.- 1969. Influence de la température sur le nombre, le pourcentage d'éclosion et la taille des oeufs pondus par Drosophila melanogaster.- Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.), 5 (1), 161-177.

- DAVIS, C.J.- 1964. The introduction, propagation, liberation and establishment of parasites to control Nezara viridula variety smaragdula FABRICIUS in Hawaii (Het. Pentatomidae).- Proc. Hawaii. Ent. Soc., 18 (3), 369-375.

- DE BACH, P.- 1964. Biological control of insects pests and weeds.- Ed. Chapman and Hall, London, 844 pages.

- DE BACH, P. & ARGYRIOU, L.C.- 1966. Effects of short duration sub-optimum preoviposition temperatures on progeny production and sex ratio in species of Aphytis.- Res. Popul. Ecol., 8, 69-77.

- DE BOISSEZON, L.- 1933. De l'utilisation des protéines et du fer d'origine végétale dans la maturation des oeufs chez Culex pipiens L.- Compt. rend. soc. biol., 114, 487-489.

- DEFAGO, G.- 1936. Observations sur les Punaises des céréales en Suisse.- Bull. de la Maurithienne, soc. valaisanne de sciences naturelles, fasc. LIV, 94-136.

- DE LEPINEY, L.- 1927. Les insectes nuisibles du chêne liège dans la forêt de la Mamora (Maroc).- Ann. Epiphyt., 13, 145-174.

- DELUCCHI, V.L. & VOEGELE, J. - 1961a. Asolcus ghorfii n. sp., (Hymenoptera, Proctotrupoidea) parasite oophage des punaises des céréales au Maroc.- Cah. Rech. Agron., 14, 37-39.

- DELUCCHI, V.L.- 1961b. Le complexe des Asolcus NAKAGAWA (Microphanurus KIEFFER) (Hymenoptera, Proctotrupoidea). Parasites oophages des Punaises des Céréales au Maroc et au Moyen Orient.- Cah. Rech. Agron., 14, 41-67.

- 1963. L'identité de l'espèce Asolcus simoni MAYR (1879) (Hymenoptera, Proctotrupoidea) parasite oophage des punaises des céréales.- Rev. Path. Vég., 42 (1), 13-14.

- DEMOLIN, G.- 1964. Comportement de ponte des femelles de Thaumetopoea pityocampa SCHIFF.- Ann. Epiphyties, 15 (3), 324-325.

- DE ROBERTIS, A.- 1967. Segnalazione di nuove cimici del grano in Provincia di Foggia (Eurygaster austriaca SCHRANK, E. maura L.).- Terra pugl., 16 (7), 5-6.

- DE VOL, J.E. & COEDEN, R.D.- 1973. Biology of Chelinidea vittiger with notes on its host-plant relationships and value in biological weed control.- Environment Entomology, 2 (2), 231-240.

- DIMOND, J.B. ; LEA, A.O.; BROOKS, R.F. & DE LONG, D.M.- 1955. A preliminary note on some nutritional requirements for reproduction in female Aedes aegypti.- Ohio J. Sci., 55, 209-211.

- DIMOND, J.B. ; LEA, A.O. ; HAHNERT, W.F. & DE LONG, D.M.- 1956. The amino acids required for egg production in Aedes aegypti.- Can. Entomologist, 88, 57-62.

- DOTEN, S.B.- 1911. Concerning the relation of food to reproductive activity and longevity in certain Hymenopterous parasites.- Univ. Nevada Agric. Exp. Sta. Bull. n° 78, 1-30.

- DOWDEN, P.B.- 1935. Brachymeria intermedia NEES, a primary parasite and B. compsilurae CWFD, a secondary parasite of the gypsy moth.- J. Agric. Res., 50, 495-523.

- DU MERLE, P.- 1964. Sur la ponte de Villa hottentota L. (Dipt. Bombyliidae).- Ann. Epiphyties, 15 (3), 330.

- DUPUIS, C.- 1948 a. Notes à propos des Eurygaster (Hem. Pentatomoïdea, Scutelleridae). Systématique - Biologie - Parasites.- L'Entomogiste, 4 (5 et 6), 202-205.

1948 b. Nouvelles données biologiques et morphologiques sur les diptères Phasiinae parasites d'Hémiptères Hétéroptères.- Mémoire n° 970, Faculté des Sciences, Paris.

1949. Observations biologiques sur les parasites d'Hémiptères Hétéroptères à Richelieu (INDRE & LOIRE) en 1946, 1947, 1948.- Ann. de Parasitologie, 24 (3-4), 211-242.

1952. Sur une larve d'Hyménoptère Braconide parasite de Pentatomides (Hem. Heteroptera).- Trans. Ninth Int. Congr. Ent., 1, 539-540.

1963. L'étude bio-taxinomique des insectes entomophages : l'exemple des Diptères Phasiinae.- Cahiers des Naturalistes, 19 (1), 1-20.

- EDWARDS, R.L.- 1954a. The effect of diet on egg maturation and resorption in Mormoniella vitripennis (Hymenoptera, Pteromalidae).- Quart. Journ. Micr. Sc., 95 (4) 459-468.

1954b. The host finding and oviposition behaviour of Mormoniella vitripennis WALKER (Hym. Pteromalidae), a parasite of muscoid flies.- Behaviour, 7, 88-112.

- ELIOT HARDY, J.- 1938. Plutella maculipennis CURTIS, its natural and biological control in England.- Bull. Ent. Res., 29, 343-372.

- ENGELMANN, F.- 1970. The Physiology of Insect Reproduction.- Pergammon Press.

- ERDOS, J.- 1961. Symbola and cognitonem faunae Encyrtidarum et Aphelinadarum Hungariae - Acta Zool. Hung., Budapest 7, 413-423.

- ESSIG, E.O.- 1922. Insect notes from Laguna Beach, California.- Jl. Ent. & Zool., 14 (4), 75-78.

- EVLAKHOVA, A.A.- 1958. Problèmes de mise au point d'une méthode microbiologique de lutte contre la Punaise du blé aux lieux d'hivernation (en Russe).- Trudy Selskoz. Nauken. Inst. Zasch. Rasten., 9, 323-340.

1966. Increase of virulence of entomopathogenic fungidue to chemical and physical factors.- Trans. Moscow Soc. Naturalists, 22, 257-262 (en Russe).

- FALLAWAY, D.T.- 1946. Insects of Guam. II. Coccidae. Hymenoptera new species of Guam Chalcidoidea. Ichneumonidae. Evaniidae and Braconidae of Guam.- Bull. Bishop. Mus., Honolulu, n° 189, 157-162, 201-210, 221-227.

- FAO.- 1956. Rapport de la première réunion FAO sur la lutte contre la Punaise des Céréales.- Rapport n° 1956/25 Ankara-Turquie.

1958. Rapport de la deuxième réunion FAO sur la lutte contre la Punaise des Céréales.- Rapport n° 1958/4 - Téhéran - Iran.

1961. Rapport de la quatrième réunion FAO sur la lutte contre la Punaise des Céréales.- Telel-Amara-Liban.

- FAURE, J.C.- 1926. Contribution à l'étude d'un complexe biologique : la Piéride du Chou (Pieris brassicae L.) et ses parasites Hyménoptères.- Thèse Fac. Sci. Univ. Lyon, 221 p.

- FEDOTOV, D.M.- 1944. Relations between Eurygaster integriceps and Phasiidae flies parasitic of the bug, and Phasiidae as a mean for controlling it (en Russe).- Compt. Rend. Acad. Sc. URSS, 18 (3), 134-136.

1947. Observations sur des rapports entre Eurygaster integriceps et ses parasites Diptères-Phasiinae en vue de l'utilisation de ces derniers pour la lutte biologique contre la Punaise (en Russe).- Publ. Acad. Sciences, 2, 49-66.

- FEDOTOV, D.M. & BOCHAROVA, O.M.- 1955. The dependance of the morphofunitional condition of the noxious little tortoise (Eurygaster integriceps PUT.) on the condition of life (in Russian).- In FEDOTOV, D.M. Ed. Eurygaster integriceps, 3, 7-67, Moscow, Akad. Nauk. SSSR.

- FERRIERE, Ch.- 1923. New Chalcidoid egg-parasites from South-Asia.- Bull. Ent. Res., 22, 2, 279-295.

1936. Two new egg parasites of Batocera (Col. Lamiid.) in Malaya.- Bull. Ent. Res., 27, 2, 331-333.

1947. A Chalcidoid egg-parasite of an Australian Burpestid.- Bull. Ent. Res., 37, 4, 629-631.

1953. Encyrtides paléarctiques (Hym. Chalcidoidea). Nouvelle table des genres avec notes et synonymies.- Bull. Soc. Ent. Suisse, 26 (1), 1-45.

- FERRIERE Ch. & VOEGELE, J.- 1961. Les Ooencyrtus parasites des oeufs des punaises des céréales au Maroc.- Cah. Rech. Agron., 14, 27-36.

- FINLAYSON, L.R. & FINLAYSON, T.- 1957. Influence of adult food on viability of early stages of Aptesis basizonia GRAV. (Hymenoptera : Ichneumonidae) a parasite of pine sawflies (Diprionidae).- Can. Entomologist, 89, 507-509.

- FINLAYSON, T.- 1961. Effects of temperatures of rearing on reproduction of Aptesis Basizona GRAV. (Hymenoptera : Ichneumonidae).- Can. Entomologist, 93, 9, 799-801.

- FISHER, R.C.- 1961 a. A study in insect multiparasitism. I. Host selection and oviposition.- J. Exp. Biol. 38, 267-275.

1961 b. A study in insect multiparasitism. II. The mechanism and control of competition for the host.- J. Exp. Biol., 38, 605-628.

1963. Oxygen requirements and the physiological suppression of supernumerary insect parasitoids.- J. Exp. Biol., 40, 531-540.

1971. Aspects of the physiology of endoparasitic hymenoptera.- Biol. Rev. 40, 243-270.

- FISKE, W.F. & THOMPSON, W.R.- 1909. Notes on the parasites of Saturniidae.- J. Econ. Ent., 2, 450-460.

- FLANDERS, S.E.- 1935 a. Host influence on the prolificacy and size of Trichogramma.- Pan. Pac. Ent., 11 (4), 175-177.

1935 b. An apparent correlation between the feeding habits of certain Pteromalids and the condition of their ovarian follicules.- Ann. Ent. Soc. Amer., 28, 438-444.

1938 a. The effect of cold storage on the reproduction of parasitic Hymenoptera.- Journ. Econ. Ent., 31 (5), 633.

1938 b. Cocoon formation in endoparasitic chalcidoids.- Ann. Ent. Soc. Amer., 31, 167-180.

1939. Environmental control of sex in Hymenopterous insects.- Ann. Ent. Soc. Amer., 32, 11-26.

1942 a. Oosorption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic hymenoptera.- Ent. Soc. Amer. Ann., 35, 251-266.

1942 b. The sex-ratio in the Hymenoptera : a function of the environment.- Ecology, 23 (1), 120-121.

1946. Control of sex and sex-limited polymorphism in the Hymenoptera.- Quart. Rev. Biol., 21, 135-143.

1956. The mechanisms of sex-ratio regulation in the parasitic hymenoptera.- Insectes sociaux, 3 (2), 325-334.

1965. On the sexuality and sex ratio of Hymenopterous populations.- Amer. Naturalist, 909, 489-494.

- FLORKIN, M.- 1966. A molecular approach to phylogeny.- Elsevier, New York.

- FOX, J.H.- 1927. The life history of Exeristes roborator F., a parasite of the European corn borer.- Canada Natl. Res. Counc. Report 21, 58 pp.

- FRAVAL, A. ; HERARD, F. & QUESTIENNE, P.- 1975. Connaissances actuelles sur la situation au Maroc d'un ravageur mondial des forêts : Lymantria dispar L.- Hommes, Terre & Eau, 4 (17), 47-53.

- FUSCO, A.R. & HOWER, A.A.- 1973. Host influence on the laboratory production of the parasitoid, Microctonus aethiops NEES.- Envir. Ent., 2 (6), 971-975.

- GAABOUB, I.A. ; EL-SAWAF, S.K. & EL-LATIF, M.A.- 1970. Effect of different relative humidities and temperatures on egg-production and longevity of adults of Anopheles (Myzomyia) pharoensis THEOB.- Z. ang. Ent., 67, 88-94.

- GAHAN, A.B.- 1922. Report on a small collection of parasitic Hymenoptera from Java and Sumatra.- Treubia Buitenzorg, 3, 1, 47-52.

1925. A new Encyrtid parasitic in the eggs of Moneilema.- Proc. Ent. Soc. Washington, 27, 8, 167-168.

1927. Miscellaneous descriptions of new parasitic Hymenoptera with some synonymical notes.- Proc. U.S. Nat. Mus., Washington, 71 (2676), 1-39.

1942. Descriptions of five new species of Chalcidoidea, with notes on a few described species (Hymenoptera).- Proc. U.S. nat. Mus., Washington, 92, n° 3137, 41-51.

1943. A new Encyrtid parasitic in the eggs of Hesperiidae.- J. Agric. Univ. Puerto Rico, 27 (3), 137-139.

- GANESALINGAM, V.K.- 1974. Mechanism of discrimination between parasitized and umparasitized hosts by Venturia canescens GRAV. (Hymenoptera : Ichneumonidae).- Ent. Exp. & Appl., 17, 36-44.

- GENIEYS, P.- 1925. Habrobracon brevicornis WESM.- Ann. Ent. Soc. America, 18, 143-202.

- GERE, G.- 1956. Investigations into laws governing the growth of Hyphantria cunea DRURY, caterpillars.- Acta Biol. Hung., 7, 43-72.

- GERLING, D. & ORION, T.- 1973. The giant cells produced by Telenomus remus (Hymenoptera : Scelionidae).- Journ. Invert. Path., 21, 164-171.

- GIRAULT, A.A.- 1914. Some new genera and species of Chalcidoid Hymenoptera of the family Encyrtidae from Australia.- Soc. Ent. Stuttgart, 29, 36-37.

1915. Australian Hymenoptera Chalcidoidea.- Mem. Queensland Mus. Brisbane, 4, 1-84.

1917. Ooencyrtus californicus n. sp.- Des. Stellarum Nov, p. 22.

1923. New Encyrtidae from Austrialia. (Hymenoptera).- Insec. Ins. Menst. Washington, D.C., 11, 47-50 & 141-148.

- GLOGER, C.L. - 1833. Das Abändern der Vögel duch Einfluss des Klimas.- Breslan.

- GOLANSKI, K.- 1968. Effect of the age of fertilized eggs of Bombyx mori on sex determination.- Folia Biol. Warsaw, 16, 191-198.

- GOLDSCHMIDT, R.B.- 1926. The quantive theory of sex.- Science, 64, 299-300.

1955. Theoretical genetics.- Univ. California Press. BERKELEY & LOS Angeles.

- GREANY, P.D. & OOTMAN, E.R.- 1972. Demonsttation of host discrimination in the parasite Orgilus lepidus (Hymenoptera : Braconidae).- Ann. Ent. Soc. Amer., 65 (2), 375-376.

-GREATHEAD, D.J.- 1970. A study of the host relations of Halictophagus pontifex FOX (Strepsiptera), a parasite of Cercopidae (Hem., Aphrophorinae), in Uganda.- Bull. Ent. Res., 60, 33-42.

- GREENBERG, J.- 1951. Some nutritional requirements of adult mosquitoes (Aedes aegypti) for oviposition.- J. Nutrition, 43, 27-35.

- GRIGOROV, S.P.- 1959. Investigations on the bionomics of Pentatomids of the genera Eurygaster LAP. and Aelia F. in Bulgaria and their control (in Bulgarian).- Nauch. Trud. agron. Fak. selsk. Inst. Dimitrov, 6, 339-363.

- GRISON, P.- 1957. Les facteurs alimentaires de la fécondité chez le doryphore (Leptinotarsa decemlineata SAY (Col. Chrysomelidae).- Ann. Epiphyties, 3, 305-381.

1958. L'influence de la plante-hôte sur la fécondité de l'insecte phytophage.- Ent. Exp. & Appl., 1, 73-93.

- GRIVANOV, K.P. & ANTONENKO, O.P.- 1970. A study of predators of Eurygaster integriceps during the active period of its life by means of labelling with C 14.- Zoologicheskü zhurnal, 49 (10), 1563-1569.

- GUBAR, I. - 1959. The gipsy moth. Results of the work on its study and control in Yugoslavia in the course of 1958.- Plant. Prot. n° 52-53, 184 pp.

- HAFEZ, A.I.-1973. Déterminisme de la diapause chez Gryllus campestris L. (Orthoptère).- Thèse de Doctorat Es-Sciences Naturelles présentée à la Faculté des Sciences de Paris VI, 141 pp.

- HAMLIN, J.C.- 1926. Biological notes on important Opuntia Insects of the United States.- Pan. Pacific. Ent., 2 (3), 97-105.

- HANNA, A.D.- 1935. Fertility and toleration of low temperature in Euchalcidia caryobori HANNA (Hymenoptera, Chalcidinae),- Bull. Ent. Res., 26, 315-322.

1938. Studies on the Mediterranean Fruit-Fly Ceratitis capitata WIED. I. The structure and operation of the reproductive organs.- Bull. Soc. FOUAD 1er Ent., 22, 39-59.

1947. Studies on the Mediterranean Fruit-Fly, Ceratitis capitata WIED. II. Biology and control.- Bull. Soc. Fouad 1er Ent., 31, 251-285.

- HANNAH, A.- 1955. The effect of aging the maternal parent upon the sex ratio in Drosophila melanogaster.- Z. indakt. Abstamm. Vererbungsl. 86, 574-599.

- HARBO, J.R. & KRAFT, J.- 1969. A study of Phanerotoma toreutae, a parasite of the Pine cone moth, Laspeyresia toreuta.- Ann. Ent. Soc. Amer., 62, 214-220.

- HARREWIJN, P.- 1970. Reproduction of the Aphid Myzus persicae related to the mineral nutrition of potato plants.- Ent. Exp. & Appl., 13, 307-319.

- HARRISSON, J.O.- 1963. On the biology of three banana pests in Costa Rica (Lepidoptera : Limacodidae, Nymphalidae). Ann. Ent. Soc. Amer., 56 (1), 87-91.

- HARTLEY, E.A.- 1922. Some bionomics of Aphelinus semiflavus HOWARD, a Chalcid parasite of aphids.- Ohio Journ. Sci, 22 (8), 209-236.

- HARWOOD, R.F. & TAKATA, N.- 1965. Effect of photoperiod and temperature on fatty acid composition of the mosquito Culex tarsalis.- J. Insect. Physiol., 11, 711-716.

- HAWLITZKY, N.- 1969. Modes de reproduction, évolution embryonnaire chez les Tachinaires.- Rev. Zool. Agric. Path. Vég., 68 (7-9), 93-106.

1970. Etude expérimentale des relations hôtes-parasites chez les insectes.
I. Caractères respiratoires et pondéraux des chenilles d'Anagasta kuehniella ZELL. (Lep. Pyralidae) saines ou parasitées par Phanerotoma flavitestacea FISH. (Hym. Braconidae).- Ann. Zool. Ecol. Anim., 2 (4), 579-593.

- HECHT, O.- 1933. Die Blutnahrung die Erzeugung der Eier und die Uberwinterung der Stechmückenweibehen.- Arch. Schiffs u. Tropenhyg., 37, 1-87.

- HENDRY, L.B. ; P.D. GREANY & R.J. GILL. - 1973. Kairomone mediated host-finding behavior in the parasitic wasp Orgilus lepidus MUES. (Hym. Braconidae).- Ent. Exp. & Appl., 16, 471-477.

- HIBRAOUI, M.- 1930. Contribution à l'étude biologique et systématique de Eurygaster integriceps PUT. en Syrie.- Rev. Path. Vég., 17, 97-160.

- HIROSE, Y.- 1964. The activity of the egg parasites of the pine-moth Dendrolinus spectabilis BUTLER in the Japanese black pine forest on the sea coast (in Japanese).- Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ., 21 (1), 13-24.

- HITCHCOCK, S.W.- 1959. Number of fall generations of Ooencyrtus kuwanae HOW. in Gypsy moth eggs.- Journ. Econ. Ent., 52, 4, 764-765.

1972. Generation time of Ooencyrtus kuwanai on gypsy moth eggs in the field.- Journ. Econ.Ent., 65 (1), 284-285.

- HODEK, I.- 1962. Essential and alternative food in insects.- Verh. XI Intern. Kongr. Entom., Wien (1960), 2, 698-699.

- HOELSCHER, C.E. & VINSON, S.B.- 1971. The sex ratio of a Hymenopterous parasitoid, Campoletis perdistinctus VIERECK, as affected by photoperiod, mating and temperature.- Ann. Ent. Soc. Amer., 61 (6), 1373-1376.

- HOFFER, A.- 1963a. Descriptions of new species of the family Encyrtidae from Czechoslovakia (Hym. Chalcidoidea).- Cas. Csl. Spol. Ent., Prague, 60, 125-134.

1963b. Descriptions of new species of the family Encyrtidae from Czechoslovakia (Hym. Chalcidoidea).- Acta. Ent. Mus. Nat. Prague, 35, 549-592.

- HOKYO, N. ; SHIGA, M. & NAKASUJI, F.- 1966. The effect of intra-and interspecific conditioning of host eggs on the ovipositional behavior of two scelionid egg parasites of the southern green stink bug, Nezara viridula L.- Jap. Journ. Ecol., 16 (2), 67-71.

- HOKYO, N. ; KIRITANI, K. ; NAKASUJI, F. & SHIGA, M.- 1966. Comparative biology of the two Scelionid egg parasites of Nezara viridula L. (Hem. Pentatomidae).- Appl. Ent. Zool., 1 (2), 94-102.

- HOLDAWAY, F.G. & SMITH, H.F.- 1932. A relation between size of host puparia and sex ratio of Alysia manducator PANTZER.- Aust. Journ. Expt. Biol. & Med. Sci., 10, 247-259.

- HOLLAND, C.- 1929. Remarques au sujet des tératocytes du sang des insectes. Origine de ces cellules.- Arch. Zool. Exp., 69, 1-11.

- HOUSE, H.L.- 1956. The nutrition of insects with particular reference to entomophagous parasites.- Proc. Tenth. Intern. Congress. of Ent., 2, 139-143.

1958. Nutritional requirements of insects associated with animal parasitism.- Exper. Parasitol., 7, 555-609.

- HOWARD, L.O.- 1896. Encyrtus submetallicus n. sp.- Journ. Linn. Soc. London Zool., 26, p. 151.

1898. A new parasite of the harlequin Cabbage bug.- Canad. Ent., 30, 17-18.

1910. On some parasites reared or suppose to have been reared from the eggs of the gipsy moth.- Techn. Ser. U.S. Dept. Agric. Bur. Ent., 19, 1-12.

- HOWARD, L.O. & FISKE, W.F.- 1911. The importation in the United States of the parasites of the gypsy moth and the brown tail moth.- Bull. Bur. Ent. U.S. Dep. Agric., 91, 1-344.

- HSIAO, T.H. ; HOLDAWAY, F.G. & CHIANG, H.C.- 1966. Ecological and physiological adaptations in insect parasitism.- Ent. Exp. & Appl., 9, 113-123.

- HUDSON, A.- 1973. Biosystematics in the genus Euxoa (Lepidoptera : Noctuidae).- Can. Ent. 105 (9), 1199-1209.

- HURPIN, B.- 1962. Alimentation, développement et fécondité chez les insectes.- Ann. Nutr. Alim., 16 (6), 153-200.

- IJIMA, K.- 1940a. Effect of high temperature upon the fecundity of Eucosma schistaceana SNELL. on the sterility of adults caused by natural high temperatures (in Japanese).- Oyo-Dobuts Zasshi, 12 (3-4), 81-105.

1940b. Effect of high temperature upon the ability of reproduction of Eucosma schistaceana SNELL. on the mechanism of sterility caused by high temperatures (in Japanese).- Oyo-Dobuts Zasshi, 12, (5-6), 161-186.

- IJIMA, K.- 1941. Effects of variable temperatures upon the sterility of adults during the developing period (in Japanese).- Oyo-Dobuts Zasshi, 13 (1), 1-13.

- IMMS, A.D.- 1918. Observations on the insect parasites of some Coccidae. II. On chalcid parasites of Lecanium capreae.- Quart. Journ. Micros. Sci., 63, 293-374.

- INGRAM, R.L.- 1954. A study of the bionomics of Aedes (Stegomyia) polynesiensis MARKS under laboratory conditions.- Amer. J. Hyg., 60, 169-185.

- IPERTI, G.- 1965. Contribution à l'étude de la spécificité chez les principales Coccinelles aphidiphages des Alpes-Maritimes et des Basses-Alpes.- Entomophaga, 10 (2), 159-178.

1966. Comportement naturel des Coccinelles aphidiphages du Sud-Est de la France : leur type de spécificité, leur action prédatrice sur Aphis fabae L.- Entomophaga, 11 (2), 203-210.

- ISHII, T.- 1928. The Encyrtinae of Japan.- Bull. Imp. Agric. Expt. Sta. Japan, Nishigahara, Tokyo, 3, 79-160.

- IYATOMI, K.- 1956. Effect of superparasitism on reproduction of Trichogramma japonicum ASHMEAD.- Proc. Tenth Intern. Cong. Ent., 4, 897-900.

- JACKSON, D.J.- 1937. Host selection in Pimpla examinator F. (Hymenoptera).- Proc. Roy. Entom. Soc. Ent. Lond. Ser. A, 12, 81-91.

1966. Observations on the biology of Caraphractus cinctus WALKER (Hymenoptera : Mymaridae), a parasitoid of the eggs of Dytiscidae (Coleoptera).- Trans. R. Ent. Soc. Lond., 118 (2), 23-49.

1969. Observations on the female reproductive organs and the poison apparatus of Caraphractus cinctus WALKER (Hymenoptera : Mymaridae).- J. Linn. Soc. Zool., 48, 59-81.

- JAMES, H.C.- 1938. The effect of humidity of the environment on sex-ratio from overaged ova of Pseudococcus citri RISSO.- Proc. Roy. Entom. Soc. London, 13, 73-79.

- JANISCH, E.- 1925. Ueber die Temperaturabhangigkeit biologischer Vorgange und ihre kurven-massige Analyse.- Arch. ges. Physiol., 209; 414-436.

1930. Experimentelle untersuchungen über die wirkung der umweltfaktoren auf insecten. I. Die massenvermehrung der baumwolleneule Prodenia littoralis in Agypten.- Ztschr. Morph. u. Ökol. Tiere, 17, 339-416.

- JANJUA, N.A. & HASSAN KHAN, N.U.- 1950. The biology and control of the wheat bug, Eurygaster maura L. in Beloutchistan (Pakistan).- The Indian I. of Entomology, 11 (1), 73-84.

- JENNESS, R. & PATTON, S.-1959. Principles of dairy chemistry (chapitres 1 et 2) - Chapman & Hall, Limited, pp.446.

- JOHANSSON, A.S.- 1964. Feeding and nutrition in reproductive process in insects.- Ins. Reprod. Symp., Roy. Ent. Soc. London, 1963, 26-42.

- JOHNSON, B.- 1959. Effect of parasitisation by Aphidius platensis BRETHES on the developmental physiology of its host, Aphis craccivora KOCH.- Entomologia exp. Appl., 2, 82-99.

- JONES, L.R. ; W.J. LEWIS ; M. BEROZA ; B.A. BIERL & A.N. SPARKS.- 1973. Host-seeking stimulants (kairomones) for the egg parasite, Trichogramma evanescens.- Environ. Entomol., 2, 593-596.

- JOURDAN, M.L.- 1936. Eurygaster austriaca parasite des blés au Maroc.- Rev. Fr. Ent. 4, 196-204.

1955. Les punaises du blé.- Serv. Déf. Vég. Maroc, Mem. 64, 11 p., Rabat.

1957. Les punaises du blé au Maroc.- Bull. Phyt. FAO, 5 (11), 175-177.

- JOURDHEUIL, P.- 1960. Influence de quelques facteurs écologiques sur les fluctuations de population d'une biocènose parasitaire : étude relative à quelques Hyménoptères (Ophioninae, Diospilinae, Euphorinae) parasites de divers Coléoptères inféodés aux Crucifères.- Ann. Epiphyties, 11 (4), 445-658.

- KAILIDIS, D.S.- 1962. Observations on Ooencyrtus pityocampae MERC. and Tetrastichus sp., egg parasites of Thaumetopoea pityocampa SCHIFF in Greece (in Greek).- Anz. Schädlingsh, 35, 119-122.

- KAITAZOV, A.- 1965. The possible use of egg parasites for the control of the noxious Pentatomid (in Bulgarian).- Rastit. Zasht, 13 (4), 6-8.

1971. The parasites of cereal bugs. (in Bulgarian).- Rast. Zash., 19 (1), 15-16.

- KAMENKOVA, K.V.- 1956. Flies (Diptera, Phasiidae) parasites of Bugs of the family Pentatomidae in the Province of Krasnodar (in Russian).- Rev. Ent. U.R.S.S., 35 (2), 324-333.

- KAYA, H.K. & ANDERSON, J.F.- 1972. parasitism of elm spanworm eggs by Ooencyrtus clisocampae in Connecticut.- Environmental entomology, 1 (4), 523-524.

- KLOFT, W.- 1968. Les insectes producteurs de miellat.- Traité de Biologie de l'Abeille, MASSON & CIE, Tome III, pp. 249-263.

- KLOMP, H.- 1958. On the synchronisation of the generations of the Tachinid Carcelia obesa ZETT. (rutila B.B.) and its hosts, Bupalus piniarius L.- Z. Ang. Ent., 42, 210-217.

- KLOMP, H. & TEERINK, B.J.- 1967. The significance of oviposition rates in the egg parasite Trichogramma embryophagum HTG.- Arch. Néerl. Zool., 17 (3), 350-375.

- KOIDZUMI, K. & SHIBATA, K. - 1940. Studies on Eriogyna pyretorum WESTW. and its Fishing Thread. XI. Epiparasites (in Japanese).- J. Soc. Trop. Agr. Formosa, 12 (4), 259-265.

- KUHNELT, W. - 1969. Ecologie générale concernant particulièrement le règne animal.- MASSON & CIE, Editeur, 359 p.

- KURSTAK, E.S.- 1966. Le rôle de Nemeritis canescens GRAVENHORST dans l'infection à Bacillus thuringiensis BERLINER chez Ephestia kühniella ZELLER.- Ann. Epiphyties, 17 (3), 335-383.

- LABEYRIE, V.- 1958. Importance du superparasitisme et son élimination chez Microgaster globatus NEES (Insecte hyménoptère braconidae).- Compt. Rend. Séan. Acad. Sc., 246, 3116-3118.

1959. Sur la fécondité des femlles vierges de Diadromus pulchellus WSM. (Hym. Ichneumonidae).- Bull. Soc. Ent. France, 64, 58-60.

1960. Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'insectes : influence stimulatrice de l'hôte Acrolepia assectella Z. sur la multiplication d'un Hyménoptère Ichneumonidae (Diadromus sp.).- Entomophaga, mémoire n° 1, 193 pp.

- LADDUWAHETTY, A.M.- 1962. The reproductive cycle and neuroendocrine relations in Dermestes maculatus (Coléoptera-Dermestidae).- Thisis University of London.

- LAING, J.- 1937. Host-finding by insect parasites. I. Observations on the finding of hosts by Alysia manducator, Mormoniella vitripennis and Trichogramma evanescens.- An. Ecology, 6, 298-317.

- LAL, R. & HAQUE, E.- 1955. Effect of nutrition under controlled conditions of temperature and humidity on longevity and fecundity of Sphaerophoria scutellaris FABR. (Diptera : Syrphidae). Efficacy of its maggots as aphid predators.- Indian. J. Ent., 17 (3), 317-325.

- LANGE, W.H.-1950. The biology of the Mariana Coconut beetle, Brontispa mariana SPAETH, on Saipan, and the introduction of parasites from Malaya and Java for its control.- Proc. Hawaii. Ent. Soc., 14 (1), 143-162.

- LARAICHI, M. & VOEGELE, J.- 1975. Modalités de la découverte de l'hôte chez deux parasites oophages d'Aelia germari au Maroc : Asolcus grandis et Ooencyrtus fecundus (Hym. Scelionidae et Encyrtidae).- Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.), 11 (3), 541-549.

- LAZAROV, A.V.- 1969. Wheat bugs in Bulgaria and Their control (in Bulgarian).- Sofia, Izd. Bulgar. Akad. Nauk., 147 pp.

- LE BERRE, J.R.- 1959. Hivernation et zéro de développement chez l'Oscinie Oscinella frit L. (Dipt. chloropidae).- The ontogeny of insects. Prague, 270-276.

- LEES, A.D.- 1961. Clonal polymorphism in Aphids.- Insect Polymorphism Symp. Roy. Ent. Soc. London, 43-56.

- LEGNER, E.F. & BAY, E.C.- 1965. Ooencyrtus submetallicus HOWARD in an Extra-ordinary Host-relationship with Hippelates pusio LOEW .- Can. Ent., 97, 556-557.

- LEIUS, K.- 1961. Influence of food on fecundity and longevity of adults of Itoplectis conquisitor SAY (Hymenoptera : Icheneumonidae).- Can. Entomologist, 93, 771-780.

1962. Effects of the body fluids of various host larvae on fecundity of females of Scambus buolianae HTG. (Hymenoptera : Ichneumonidae).- Can. Entomologist, 94, 1078-1082.

1963. Effects of pollen on fecundity and longevity of adult Scambus buolianae HTG. (Hymenoptera : Ichneumonidae).- Can. Entomologist, 95, 202-207.

- LEPIGRE, A.- 1932. Note sur l'apparition en Algérie de Schedius (Ooencyrtus) kuwanae HOW. (Hym. Encyrtidae).- Bull. Soc. Hist. Nat. Afr., N., 23 (8), 227.

- LIU, CHIH-CHENG.- 1965. A preliminary study of the biology of lichee stink bug Tessaratoma papilloxa DRURY, and its control (in Chinese).- Acta phytophyl. sin. 4 (4), 329-340.

- LLOYD, D.C.- 1938. A study of some factors governing the choice of hosts and distribution of progeny by the Chalcid Ooencyrtus kuwanae HOVARD.- Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B, 229 (561), 275-322.

1940. Host-selection by Hymenopterous parasites of the moth, Plutella maculipennis CURT.- Proc. Roy. Soc. (B), 128, 451-484.

1942. Further experiments on host selection by hymenopterous parasites of the moth, Plutella maculipennis CURTIS.- Rev. Can. Biol., 1 (6), 633-645.

1956. Studies of parasite oviposition behaviour.I. Mastrus carpocapsae CUSHMAN (Hymenoptera-Ichneumonidae).- Can. Ent., 88, 80-89.

1964. The effect of rearing in an unnatural host on the oviposition response of Leptomastix dactylopii HOW. (Hym. Encyrtidae).- CIBC, Technical Bull. n° 4, 113-120.

- LODOS, N.- 1952. Alophora (Phorantha) subcoleoptrata L., a parasite of Eurygaster integriceps new for Turkey.- Bull. Plant. Prot., 2, 23-26.

1953. The bionomics and control of Eurygaster integriceps PUT.- Türk. Yüks. Zir. Mühend. Birl. Nesr, 18, 55 pp.

- LOEB, J.- 1936. Contribution à l'étude des qualités des blés de la récolte de 1935.- Brochure, 49 pp., Troyes, Y.L. Paton édit.

- LOGOTHETIS, C.- 1956. The Senn Pest, Eurygaster integriceps in the Near East.- FAO Plant Prot. Bull., 5 (2), 21-25.

- LOISIL, L. & LE MOAL, M.- 1960. Contribution à l'utilisation des blés punaisés en panification.- Cah. Rech. Agr., 11, 17-24.

- LOUVEAUX, J.- 1968. Composition, propriétés et technomologie du Miel.- Traité de Biologie de l'Abeille, MASSON & CIE, Tome III, 277-324.

- LUND, O.H.- 1938. Studies on longevity and productivity in Trichogramma evanescens.- Journ. Agric. Res., 56 (6), 421-439.

- MALENOTTI, D.M.- 1931. Note sulla Aelia acuminata L.- Italia agricola anno 68, 12.

- MANIER, J.F.- 1958. Réactions pathologiques à la présence d'Hyménoptères parasites dans la cavité générale de larves de Lépidoptères (les tératocytes).- Bull. Biol., 1, 1-12.

- MANNINGER, G.A.- 1933. Das Leben der Getreidewanze, die von ihr verursachten Schäden und Vorschläge über ihre Bekampfung.- Mesögazdasagi kutatasok, Budapest, 6 (1), 135.

- MAPLE, J.D.- 1937. The biology of Ooencyrtus johnsoni HOWARD, and the role of the egg shell in the respiration of certain encyrtid larvae (Hymenoptera).- Ann. Ent. Soc. Amer., 30 (1), 123-154.

- 1947. The eggs and first instar larvae of Encyrtidae and their morphological adaptations for respiration.- Univ. Calif. Publ. Ent., 8, 25-122.

- MARTIN, H. ; JAVAHERY, M. & MADDAH, M.- 1961. Programme de lutte contre les punaises des céréales en Iran.- Rapport d'activité n° 7 sur les parasites, Téhéran,(non publié).

- MASI, L.- 1909. Contribuzioni alla conoscenza dei Calcididi italiani (parte 3 a).- Portici Boll. Lab. Scuol. Agric., 4, 1-37.

- MATSUMOTO, B.M.- 1974. On the adult longevity of the entomophagous parasite, Venturia canescens (Hymenoptera : Ichneumonidae).- Entomophaga, 19 (3), 325-329.

- MATSUMURA, S.- 1926. On the three species of Dendrolimus (Lepidoptera) which attack spruce and fir-trees in Japan, with their parasites and predaceous insects.- Ann. Mus. Zool. Leningrad, 26, 27-50.

- MAYR, E.- 1942. Systematics and the origin of species.- Columbia biol. ser., 13, 1-334.

1963. Animal species and evolution.- Belknap press of Harkard universit. press, p. 1-797.

- MAYR, E. ; LINSLEY, E.G. & USINGER, R.L.- 1953. Methods and principles of systematic zoology.- MC Craw Hill C° inc. N.Y., 328 p.

- MEIER, N.F.- 1940. Parasites hatched in USSR in 1938 - 1939 out of the eggs of the corn- bug Eurygaster integriceps OSCH.- (in Russian).- Bull. Plant. Prot., 3, 79-82.

- MERCET, R.G.- 1917. Microhimenopteros de Espâna utiles à la Agricultura.- Separate, dated Madrid 1917, fron Asociacion Espanola para el Progresa de las Ciencias, Congreso de Valladolid, Sección 4 a, 367-377.

1921. Fauna Iberica ; Hymenopteros, Fam. Encirtidos, Madrid, Museo Nac. Cienc. Nat., 297-328.

1922. Notas sobre Encirtidos de Java.- Bol. Real. Soc. Esp. Hist. Nat. Madrid, 22, 150-157.

1925. Adiciones a la fauna espanola de Encirtidos.- Eos, Madrid, 1, 321-337.

1926. Un nuevo parasito de la "lagarta peluda".- Fev. Fitopatologica, 2-3, 48-50.

- MEUDEC, M.- 1966. Influence de la température et de la lumière pendant le développement sur l'état ovarien à l'éclosion chez Acrolepia assectella ZELLER (Insecte Lépidoptère).- C.R. Acad. Sc. Paris, 263, 554-557.

- MICHEL, M.F.- 1970. L'adaptation d'Aphelinus asychis WALKER (Hym. Aphelinidae) à certains de ses hôtes naturels (Hom. Aphididae).- C.R. Acad. Sc. Paris 271, 2339-2341.

1973. Importance de la nutrition chez Aphelinus sp. (Hym. Aphelinidae).- Entomophaga, 18 (4), 349-382.

- MICKEL, C.E.- 1924. An analysis of a bimodal variation in size of the parasite Darymutilla bioculata CRESSON.- Ent. News, 35, 236-242.

- MIEGE, E.- 1934. Caractères et valeur des blés punaisés.- La Terre Marocaine, 56, 3-13.

- MIERMONT, Y.- 1973. Etude au laboratoire de l'alimentation d'un prédateur aphidiphage : Eumicromus angulatus STEPH (Neuroptera, Hemerobiidae).- Thèse Doc. Ing., Toulouse, 103 pp.

- MILLER, N.C.E.- 1936. Dasymus piperis CHINA (Heteroptera-Coreidae), a minor pest of Pepper (Piper nigrum L.).- J.F.M.S. Mus., 18 (1), 109-116.

- MINIS, D.H.- 1965. Parallel peculiarities in the entrainment of a circadian rhythm and photoperiodic induction in the pink bollworm (Pectinophora gossypiella).- In "Circadian Clocks", pp. 333-343. North Holland Publ., Amsterdam.

- MISSONNIER, J. & SIMON, H.- 1964. Remarques sur les facteurs de pullulation de Pegomyia betae CURTIS (Dip. Muscidae).- Ann. Epiphyties, 15 (4), 405-430.

- MISSONNIER, J. & STENGEL, M.- 1966. Etude des facteurs de fécondité des adultes de Chortophila brassicae B., Hylemyia antiqua MEIG. et Pegomyia betae CURT.- Ann. Epiphyties, 17 (1), 5-41.

- MITTLER, T.F. & DADD, R.H. - 1963. Studies on the artificial feeding of the aphid Myzus persicae SULZER. I. Relative uptake of water and sucrose solutions.- J. Insect. Physiol., 9, 623-645.

1965. Differences in the probing responses of Myzus persicae SULZER elicited by different feeding solutions behind a parafilm membrane.- Entomol. Exp. Appl., 8, 107-122.

- MOLIS, S.- 1970. Some data on the biology of the gipsy moth Ocneria dispar L. in southern Lithuaniq.- Acta entomologica Lithuanica, 1,91-98.

- MONTEITH, L.G.- 1955. Host preferences of Drino bohemica MESN. (Diptera : Tachinidae), with particular reference to olfactory responses.- Can. Ent., 87, 509-530.

1960. Influence of plants other than the food plants of their host on host-finding by Tachinid parasites.- Can. Ent., 92 (9), 641-652.

- MORCEAU, J.P.- 1964. Relations entre les Oscinies (Oscinella frit L. et O. pusilla MG) et leurs plantes hôtes.- Ann. Epiphyties, 15 (3), 327.

- MORERE, J.L.- 1970. Développement et reproduction de Plodia interpunctella HBN. (Lep. Pyralidae) sur un régime méridique (= semi synthétique) à base d'acides animés.- C.R. Acad. Sc. Paris, 271, 1019-1022.

- MORRILL, A.W.- 1907. Description of a new species of Telenomus with observations on its habits and life history.- Amer. Nat., 41, 417-430.

- MOURSI, A.A.- 1946 a. The effect of temperature on the sex ratio of parasitic Hymenoptera.- Bull. Soc. Fouad 1er Entom., 30, 21-37.

1946 b. The effet of temperature in development and reproduction of Mormoniella vitripennis WALKER (Hymenoptera Chalcidoidea, Pteromalidae).- Bull. Soc. Fouad 1er Ent., 30, 39-61.

- MUESEBECK, C.F.W.- 1918. Two important introduced parasites of the brown tail moth Euproctis chrysorrhea L. - J. Agric. Res., 14, 191-206.

- NAISSE, J.- 1969. Rôle des neurohormones dans la différenciation sexuelle de Lampyris noctiluca L.- J. Ins. Physiol., 15, 877-892.

- NARAYANAN, E.S. & SUBBA RAO, B.R.- 1955. Studies in insect parasitism. The effect of different hosts on the physiology, on the development and behaviour and on the sex-ratio of Microbracon gelechiae ASHMEAD (hymenoptera : Braconidae).- Beitr. Z. Ent., 5 (1, 2), 36-60.

- NEES, P.- 1834. Encyrtus gravis n. sp.- Hymen. Ichneum. Affin Monogr., 2, p. 233.

- NELSON-REES, W.A.- 1960. A study of sex predetermination in the mealy bug Planococcus citri RISSO.- J. Exp. Zool., 144, 111-137.

- NISHIDA, T.- 1956. An experimental study of the ovipositional behavior of Opius fletcheri SILV. (Hym. Braconidae) a parasite of the Melon fly.- Proceedings Hawaüan Entomological Society, 16 (1), 126-134.

- NORRIS, M.J.- 1933. Experiments on the factors influencing fertility in Ephestia kuehniella Z. (Lepidoptera, Phycitidae).- Proc. Zoo. Soc. London, pp.903-934.

- NUORTEVA, P.- 1954. Studies onthe salivary enzymes of some bugs injuring wheat kernels.- Ann. Ent. Fenn., 20 (3) 102-124.

- ORLOV, L. & GORSHKOV, N.- 1966. Ooencyrtus parasite of Dendrolimus supera BTLR (Lep. Lasiocampidae). (in Russian).- Zashch. Rast., 1, 39-40.

- OSCHANIN, B.- 1906-09. Verzeichnis der palaeraktischen Hemipteren.- Deit. Z. Ann. Mus. Zool. Acad. Imp. Sci., St. Petersbeg, 11-15, 86-90.

- PAGLIANO, Th.- 1934. Les parasites animaux du blé.- Ann. Serv. Bot. Agron. Direct. Aff. Econ., Tunisie, Tome 10, 402 pp.

- PAIN, J.- 1968. Nutrition et développement des organes sexuels adultes.- Traité de Biologie de l'Abeille, MASSON & CIE, Tome I, pp. 410-435.

- PARKER, H.L.- 1949. The handling, transporting, packing, and shipping of insects, particulary parasites and predators.- Colloque UISB, Serv. B. n° 5, 121-127.

- PAUL, H.- 1937. Transplantation und regeneration des flügel zur untersuchung ihrer formbildung bei cinem schmetterling mit geschlechtsdimorphimus Orgyia antiqua L.- Arch. Entw. Organ., 136, 64-111.

- PEARL, R. & REED, L.J.- 1920. The relation of temperature to insect development.- Proc. Nat. Acad. Sci., 6, 275-288.

- PECK, O. ; BOUCEK, Z. & HOFFER, A.- 1964. Keys to the Chalcidoidea of Czechoslovakia.- Memoirs of the Entomological Society of Canada, N° 34.

- PEMBERTON, C.E. & WILLARD, H.F.- 1918. Interrelations of fruit fly parasites in Hawaï.- J. Agric. Res., 12, 285-295.

- PEPPER, J.H. & HASTINGS, E.- 1943. Biochemical studies on the sugar beet webworm (Loxostege sticticalis L.).- Montana Agric. Exp. Sta. Bull., 413, 36 pp.

- PEREDEL'SKII, A.A.- 1950. Changes in the gluten of wheat injured by different species of Cereal Bugs (in Russian).- Dokl. Akad. Nauk SSSR, 71 (2), 383-386.

- PERRIER, A.-1974. Les facteurs climatiques et le peuplement végétal. Microcimat d'une culture.- Cours polycopié de l'I.N.A. Paris-Grignon, Chaire d'Agronomie, PP. 34-49.

- PESSON, P.- 1965. Les équilibres naturels et la lutte biologique en entomologie agricole.- Ann. Inst. Nat., Agr., 3, 1-34.

- PETERSON, A.- 1930. A biological study of Trichogramma minutum RILEY as an egg parasite of the oriental fruit moth.- U.S. Dept. Agr. Tech. Bull. 215, 22 pp.

- PHILIPPE, R.- 1972. Biologie de la reproduction de Chrysopa perla L. (Neuroptera, Chrysopidae) en fonction de l'alimentation imaginale.- Ann. Zool. Ecol. Anim., 4 (2), 213-227.

- PHILLIPS, J.S.- 1941. A search for parasites of Dasynine bugs in the Netherlands Indies.- Trans. R. Ent. Soc. London, 91 (5), 119-144.

- PICARD, F. & RABAUD, E.- 1914. Sur le parasitisme externe des Braconides (Hym. Braconidae).- Bull. Soc. Ent. Fr., 266-269.

- PICARD, M.F.- 1921. Le déterminisme de la ponte chez un Hyménoptère térébrant, le Pimpla instigator F.- Compt. Rend. Séances Acad. Sc., 172, 1617-1619.

- POLIVANOVA, E.N.- 1957. Factors affecting the abundance of Cereal Bugs (Pentatomidae) in the southern Grain-growing regions of the European part of the Soviet Union (in Russian).- Dokl. Akad. Nauk. SSSR, 112 (3), 538-541.

- POPOV, P.- 1956. Contribution à la biologie, écologie, et prognose de Hyponomeuta malinellus ZELL en Bulgarie.- Selkostopraska, 9, 21-36 (en Bulgare).

- POSPELOV, P.- 1911. Postembryonic development and imaginal diapause in Lepidoptera.- Zapiski Kiev Obstach. Estest, 21, 163-418.

- PRICE, W.P.- 1972. Behavior of the parasitoid Pleolophus basizonus (Hymenoptera : Ichneumonidae) in response to changes in host and parasitoid density.- Can. Ent., 104, 129-140.

- PROTA, R.- 1966. Contributi alla conoscenza dell entomofauna della Quercia da sughero (Quercus suber L.) - V - Osservazioni condotte in Sardegna su Ooencyrtus kuwanai HOW. (Hym. Encyrtidae) nuevo per la fauna italiana.- Staz. Sper. Sughero, Tempio, Mem., 17, 3-26.

- PUTON, A.- 1869. Catalogue des Hémiptères Hétéroptères d'Europe.- Paris Deyrolle, édit., 40 pp.

1892. Hémiptères nouveaux ou peu connus et notes diverses.- 4 Hémiptères d'Akbès région de l'Amanus (Syrie septentrionale), récoltés par M. Delagrange.- Rev. d'Ent., 11, 34-36.

- PUTON, A. & NOUALHIER, M.- 1895. Supplément à la liste des Hémiptères d'Akbès.- Rev. d'Ent., 14, 170-177.

- PUTLER, B.- 1961. Biology of Hyposoter exiguae (Hym. Ichneumonidae) a parasite of Lepidopterous larvae.- Ann. Ent. Soc. Am., 54, 25-30.

- RAGUSA, S.- 1974. Influence of temperature on the oviposition rate and longevity of Opius concolor SICULUS (Hymenoptera : Braconidae).- Entomophaga, 19 (1), 61-66.

- RAHMAN, K.A. & NATH, R.- 1940. Bionomics and control of the Indian sugar-cane Leafhopper, Pyrilla perpusilla WLK. (Rhynchota FULG.) in the Punjab - Bull. Ent. Res., 31 (2), 179-190.

- RAICHOUDHURY, D.P.- 1936. Retardation of spermatogenesis and reduction of motility of sperm in Ephestia kühniella (Lep. Phycitidae).- Proc. Zool. Soc. London, 789-805.

- RANEY, H.G. ; COLES, L.W. ; EIKENBARY, R.D. ; MORRISON, R.D. & STARKS, K.J.- 1971. Host preference, longevity, developmental period and sex ratio of Aphelinus asychis with three sorghum-fed species of Aphids held at controlled temperatures.- Ann. Ent. Soc. Amer., 64 (1), 169-176.

- RASSO, S.C. & FRAENKEL, G.- 1954. The food requirements of the adult female blow fly Phormia regina MEIGEN, in relation to ovarian development.- Ann. Entomol. Soc. Amer., 47, 636-645.

- RATZEBURG, E.- 1844. Encyrtus tardus n. sp.- Ichneum.d.Forstins, 1, p 214.

- REMAUDIERE, G. & SKAF, R.- 1963. Analyse du complexe des Hyménoptères parasites oophages d'Eurygaster integriceps PUT. (Het. Pentatomidae) en Syrie.- Rev. Path. Vég. Ent. Agr. Fr., 17 (1), 15-25.

- RIEK, E.F.- 1962. A new Encyrtid genus parasitic on bug eggs.- PROC. 1inn. Soc. N.S.W., Sydney, 87, 151-155.

- RISBEC, J.- 1954. Deux nouveaux parasites des Sirphides en Afrique tropicale.- Bull. Inst. Franc. Afr. Noire, Dakar, 16, 895-902.

1958. Encyrtidae de Madagascar.- Bull. Acad. malgache, Tananarive, 35, 17-44.

- ROCKSTEIN, M.- 1964. The physiology of insecta.- Academic Press, New York - London, vol 1, 640 pp.

1965. The physiology of insecta.- Academic Press - New-york London.

- ROGERS, D.J.- 1970. Aspects of host-parasite interaction in laboratory populations of insects.- D. Phil. Thesis. University of Oxford.

- ROMANOVA, YU. S.- 1951. The biological control of Malacosoma neustria (in Russian).-Dokl. vsesoyuz. Akad. sel. Khoz. Nauk Lenina, 16 (12), 30-34.

- ROMANOVA, YU. S. & LOZINSKII, V.A.- 1958. Experiments on the pratical use of egg parasites of Malacosoma neustria in forest conditions (in Russian). - Zool. Zh., 37, 542-547.

- ROSEN, D. & DE BACH, P.- 1973. Systematics, morphology and biological control.- Entomophaga, 18 (3), 215-222.

- ROTARY, N. & GERLING, D.- 1973. The influence of some external factors upon the sex ratio of Bracon hebetor SAY (Hymenoptera : Braconidae).- Env. Ent., 2 (1), 134-138

- ROTH, M.- 1971. Contribution à 1'étude éthologique du peuplement d'insectes d'un milieu herbacé.- Mémoires ORSTOM, n° 53.

- RYAN, R.B. & RUDINSKY, J.A.- 1962. Biology and habits of the Douglas fir beetle parasite Coeloides brunneri VIERECK (Hym. Braconidae), in wester Oregon.- Can. Ent., 94, 748-763.

- SAFAVI, M.- 1968. Etude biologique et écologique des Hyménoptères parasites des oeufs des punaises des céréales.- Entomophaga, 13 (5), 381-495.

- SALT, G.- 1931. Parasites of the wheat-stem Sawfly (Cephus pygmaeus) in England.- Bull. Ent. Res., 22, 479-545.

1934. Experimental studies in insect parasitism. I. Introduction and technique. II. Superparasitism.- Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B, 114, 450-476.

1935. Experimental studies in insect parasitism. III. Host selection.- Proc. Roy. Soc. B, 117, 413-435.

1936. Experimental studies in insect parasitism. IV. the effect of superparasitism on populations of Trichogramma evanescens.- J. Exp. Biol., 13, 363-375.

1937. The sense used by Trichogramma to distinguish between parasitized and unparasitized hosts.- Proc. Roy. Soc. Lond., Ser. B, 122, 57-75.

1940. Experimental studies in insect parasitism. VII. The effects of different hosts on the parasite Trichogramma evanescens WESTW.- Proc. R. Ent. Soc. Lond. A, 15, 81-95.

1941. The effects of hosts upon their insect parasites.- Biol. Rev., 16, 239-263.

1961. Competition among insect parasitoids.- Symp. Soc. Exp. Biol., 15, 96-119.

- SANBURG, LL. & LARSEN, J.R.- 1973. Effect of photoperiod and temperature on ovarian development in Culex pipiens pipiens.- J. Insect. Physiol., 19, 1173-1190.

- SANDERSON, E.D.- 1910. The relation of temperature to the growth of insects.- Journ. Econ. Ent., 3, 113-140.

- SCHULZE, H.- 1926. Uber die fruchtbarkeit der schlupfwespe Trichogramma evanescens WESTWOOD.- Ztschr. Morph. u. ökol. Tiere, 6, 553-585.

- SEKHURINA, T.A.- 1960. Essais d'utilisation d'un microorganisme entomopathogène pour créer des foyers d'infection dans les lieux d'hibernation d'Eurygaster integriceps (en Russe).- Trav. inst. Prot. Pl., 14, 57-70.

- SERVADEI, A.- 1967. Rynchota (Heteroptera, Homoptera, Auchenorrhyncha).- Fauna d'Italia. Catalago topografico e sinonimico.- Edizioni Calderini Bologna.

- SEUGE, J.- 1970. Influence des conditions d'élevage sur la détermination du sexe de Pseudaulacaspis pentagona TARG.- C.R. Acad. Sci., 270, 1258-1260.

1971. Influence sur la détermination du sexe de Pseudaulacaspis pentagona (Cochenille diaspine) de substances organiques ajoutées au milieu de culture artificielle des germes de pomme de terre.- C.R. Acad. Sc. Paris, 273, 2264-2266.

- SEYRIG, A.- 1935. Relations entre le sexe de certains Ichneumonides (Hym.) et l'hôte aux dépens duquel ils ont vécu.- Bull. Soc. Ent. Fr., 40, 67-70.

- SIDDIQUI, W.H. ; BARLOW, C.A. & RANDOLPH, P.A.- 1973. Effects of some constant and alternating temperatures on population growth of the pea aphid, Acyrthosiphon pisum (Homoptera : Aphididae).- Can. Ent., 105 (1), 145-146.

- SILVESTRI, F.- 1919. Contribuzioni alla conoscenza degli insetti dannosi e dei loro simbrionti. IV. La cocciniglia del prugno (Sphaerolecanium prunastri FONSC.). V. La cocciniglia del nocciuolo (Eulecanium coryli L.).- Bol. Lab. Zool. Portici, 13, 70-192.

- SIMMONDS, F.J.- 1943. The occurrence of superparasitism in Nemeritis canescens GRAV.- Rev. Canad. Biol., 2, 15-58.

1944 a. Observations on the parasites of Cydia pomonella.- Sci. Agric. 25, 1.

1944 b. The propagation of insect parasites on unnatural hosts.- Bull. Ent. Res., 35, 219-226.

1953 a. Parasites of the frit-fly Oscinella frit L. in Eastern North. America.- Bull. Ent. Res., 43, 503-542.

1953 b. Inter-relationships of frit-fly parasites in Eastern North America.- Bull. Ent. Res., 44, 387-393.

1954. Host finding and selection by Spalangia drosophilae.- Ash. Bull. Ent. res., 45, 527-537.

- SINGH, K.R.P. & BROWN, A.W.A.- 1957. Nutrional requirement of Aedes aegypti L.- J. Insect Physiol., 1, 199-220.

- SKOBLO, I.S.- 1941. Ripening and fertility of females of Habrobracon brevicornis WESM. as dependent on development conditions during preimaginal stages (en Russe).- C.R. Acad. Sci. U.R.S.S. (N.S.), 6, 424-426.

- SMITH, H.D.- 1930. The bionomics of Dibrachoides dynastes FOERST, a parasite of the alfalfa weevil.- Ann. Ent. Soc. America, 23, 577-593.

- SMITH, M.J.- 1957. Effects of the food plant of California red scale, Aonidiella aurantii MASK. on reproduction of its Hymenopterous.- Can. Entomologist, 89 (5), 219-230.

- SMITH, G.J.C. & PIMENTEL, D.- 1969. The effect of two host species on the longevity and fertility of Nasonia vitripennis WALKER.- Ann. Ent. Soc. America, 62 (2), 305-308.

- SPENCER, H. 1926. Biology of parasites and hyperparasites of aphids.- Ann. Ent. Soc. Am., 19, 119-153.

- SPRADBERY, J.P.- 1970. Host finding by Rhyssa persuasoria L. an Ichneumonid parasite of Siricid Woodwasps.- Anim. Behaviour, 18 (1), 103-114.

- STAVRAKI, H.G.- 1966. Contribution à l'étude de la capacité reproductrice et de la fécondité réelle d'Opius concolor SZEPL. (Hymenoptera-Braconidae).- Ann. Epiphyties, 17 (4), 391-435.

  1975. Le complexe des parasites indigènes des Pentatomidae dans deux régions de la Grèce pendant les années 1969-1975.- Sous Presse.

- STEINER, L.F.- 1952. Fruit fly control in Hawaii with poison-bait sprays containing protein hydrolysates.- J. Econ. Ent., 45, 838.

- STICHEL, W.- 1961. Illustrierte bestimmungstabellen der wanzen. 2. Europa (Hemiptera-Heteroptera Europae).- Berlin-Hermsdorf, vol. 4, 838 pp.

- STINNER, R.E. ; GUTIERREZ, A.P. & BUTLER, G.D.- 1974. An algorithm for temperature-dependent growth rate simulation.- Can. Ent., 106 (5), 519-523.

- STRAWINSKI, K. 1960. The biocoenotic relationships between Heteroptera and rye fields. - Konf. nauch. Prob. Zashch. Rast. Budapesht, 241-246.

- STRONGWAY-DIXON, J.- 1961. The relationship between nutrition, hormones and reproduction in the Bow-fly Calliphora erythrocephala MEIG.- J. Exper. Biol., 38, 225-235.

- SUBBA, B.R. & GOWDA, G.K.V.- 1961. Effect of temperature and humidity on the fecundity and longevity of Chelonus rufus LYLE (Braconidae : Hymenoptera).- Proc. Ind. Acad. Sci., 54 (B), 241-249.

- SUNDBY, R.A.- 1968. Some factors influencing the reproduction and longevity of Coccinella septempunctata L. (Coleoptera : Coccinellidae).- Entomophaga, 13, 197-202.

- SWADENER, S.O. & T.R. YONKE.- 1973. Immature stages and biology of Sinea complexa with notes on four additional reduviids (Hem. Reduviidae).- J. Kans. Entomol. Soc., 46 (1), 123-136.

- SWINGLE, H.S.- 1928. Digestive enzymes of the oriental fruit moth.- Ann. Ent. Soc. Amer., 21, 469-475.

- SZELENYI, G.- 1972. Data to the Mongolian encyrtid fauna (Hym. Chalcicoidea).- Acta Zool. Acad. Sci. Hung., 18 (3/4) 371-379.

- TABATA, S. & TAMANUKI, K.- 1940. On the Hymenopterous parasites of the pine caterpillar, Dendrolimus sibiricus albolineatus MATS. in Southern Sakhalin (in Japanese).- Rep. Cent. Exp. Sta. Sakhalin, 33 (2), 50 pp.

- TADIC, M.D.- 1970. A contribution to knowledge of cereal bugs in Yugoslavia.- Zastita Bilja, 21 (109), 255-263.

- TALHOUK, A.S.- 1951. The effect of parathion dusts on Eurygaster integriceps PUT.- Bull. Ent. Res., 42 (2), 375-377.

- TAWFIK, M.F.S.- 1961. Tératocytes in the larva of Prodenia litura FABRICIUS parasitized by Microplitis demolitor WILKINSON.- Journ. Insect Pathol., 3, 221-224.

- TCHERNOVA, O.A.- 1947. Quelques données nouvelles sur la morphologie et la fécondité des mouches parasites d'E. integriceps (en Russe).- Publ. Acad. Sc. USSR.- Moscou, 2, 67-74.

- TEMPLADO, J.- 1957. Datos sobre Ooencyrtus kuwanae HOW.(Calcidido parasito de Lymantria dispar L.) en Espanâ.- Publ. Inst. Biol. Appl. 25, 119-129.

- THOMPSON, W.R.- 1923. Recherches sur la biologie des Diptères parasites.- Bull. Biol., 57 (2), 174-273.

- THOMPSON, W.R. & PARKER, H.J.- 1930. Morphology and biology of Eulimneria crassifemur, an important parasite of the corn-borer.- J. Agric. Res., 40, 321-345.

- THOMPSON, W.R.- 1951. The specificity of host relations in predacious insects.- Can. Ent., 83, 262-269.

- THORPE, W.H.- 1936. On a new type of respiratory interrelation between an insect (chalcid) parasite and its host (Coccidae).- Parasitology, 28, 517-540.

- THORPE, W.H. & JONES, F.G.W.- 1937. Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection.- Proc. Roy. Soc. London, B, 124, 56-81.

- THORPE, W.H. & CAUDLE, H.B.- 1938. A study of the olfactory responses of insect parasites to the food plant of their host.- Parasitology, 30, 523-528.

- TIMBERGEN, L. & KLOMP, H.- 1960. The natural control of insects in pine woods. II. Conditions for damping of Nicholson oscillations in parasite host systems.- Arch. Néerl. Zool., 13, 344-379.

- TIMBERLAKE, P.H.- 1910. Observations on the early stages of two aphidiine parasites of aphids.- Psyche, Camb., 17, 125-130.

  1912. Experimental parasitism. A study of the biology of Limnerium validum CRESSON.- Tech. Ser. U.S. Bur. Ent., 19, 71-92.

1941. Encyrtidae of the Marquesas and Society Islands (Hym. Chalcidoidea).- Occ. Pap. Bishop. Mus., 16, 215-230.

- TISCHLER, W.- 1937. Untersuchungen über Wanzen an getreide.- Arb. u. Phys. u. Angew. Ent., Berlin Dahlem., 4 (3), 193-231.

1938. Zur Oekologie der wichtigsten in Deutsland an Getreide schädlichen Pentatomiden.- Zeitschr. f. morphol. u. ökol. der Tiere, Berlin, 34, 317-366.

- TOTHILL, J.D.- 1922. The natural control of the fall Webworm (Hyphantria cunea) in Canada.- Canad. Dep. Agr. Techn Bull., 3, 107 pp.

- TRABUT, L.- 1918. La punaise des blés.- Bull. Agric., Algérie et Tunisie, Alger, 19 (12), 257-258.

- TREMBLAY, E.- 1966. Ricerce sugli imenotteri parassiti III. Osservazioni sulla competizione intraspecifica negli Aphidiinae (Hymenoptera : Braconidae)- Boll. Lab. Ent. Agr. Portici, 24, 209-225.

- TRJAPITZIN, V.A.- 1965. Contribution to the knowledge of the Encyrtid fauna of the Komodo and Padar Islands with a catalogue of Indonesian species.- Treubia, Bogor, 26, 309-317.

1967. Encyrtids (Hym. Encyrtidae) of the Primory territory.- Trudy Zool. Inst. Lening., 41, 173-221.

- ULLYETT, G.C.- 1936. Host selection by Microplectron fuscipennis ZETT. (Chalcididae, Hymenoptera).- Proc. Roy. Ent. Soc. London, B, 120, 253-291.

1943. Some aspects of parasitism in field populations of Plutella maculipennis CURT.- J. Ent. Soc. S. Afr., 6, 65-80.

- VANCE, A.M. & SMITH, H.D.- 1933. The larval head of parasitic hymenoptera and nomenclature of its parts.- Ann. Ent. Soc. Amer., 26 (1), 86-94.

- VANDEL, A.- 1932. Le sexe des parasites dépend-il du nombre d'individus renfermés dans le même hôte ?- Soc. Ent. Fr., Livre du Centenaire, 245-252.

- VAN DEN ASSEM, J. & KUENEN, D.J.- 1958. Host finding of Choetospila elegans WESTW. (Hym. Chalcididae) a parasite of Sitophilus granarius L. (Col. Curculionidae).- Ent. Exp. & Appl., I, 174-180.

- VAN DER GOOT, P.- 1949. The rice bug (Leptocorisa acuta THUMB) as a pest of rice in Indonesia.- Meded. Alg. Proefst. Landb., n° 88, 66 pp.

- VAN STEENBURGH, W.E.- 1934. Trichogramma minutum RILEY as a parasite of the oriental fruit moth (Laspeyresia molesta BUSCK.) in Ontario.- Canadian. Jour. Res., 10, 287-314.

- VAN STEENBURGH, W.E. & BOYCE, H.R.- 1937. The simultaneous propagation of Macrocentrus ancylivorus ROH. and Ascogaster carpocapsae VIER. on the peach moth (Laspeyresia molesta BUSCK), a study in multiple parasitism.- Rep. Ent. Soc. Ont., 68, 24-26.

- VASSILIEV, I.- 1904. Ueber eine neue, bei den Vertretern der Gattung Telenomus parasitierende Encyrtus-Art (Hymenoptera, Chalcididae).- Rev. Russe Ent., 4, 117-118.

1913. Dendrolimus pini L. and Dendrolimus segregatus BUTL., their life history, injurious activities and methods of fighting them.- Memoirs of the Bureau of Entomology of the Scientific Committee of the Central Board of Land Administration and Agriculture. St. Petersburg, n° 7, 99 p.

- VASSILIOU, A.A. ; DADINAKI-ROUSSOPOULOU, D.A. & SPYROPOULOS, G.S. 1960. Chemical method for the determination and evaluation of attacks on wheat and flour by Pentatomids (in French).- Ann. Inst. Phytopath. Banaki, 3 (3), 102-112.

- VEITCH, R.- 1928. Cutworms and Army worms.- Queensland Agric. J., 29 (3), 203-207.

- VIDAL, J.- 1949. Hémiptères de l'Afrique du Nord.- Mem. Soc. Sci. Nat. du Maroc, 48, 238 pp.

- VIGGIANI, G.- 1971. Ricerche sugli Hymenoptera Chalcidoidea. XXXI Descrizione di Ooencyrtus gonoceri n. sp., parassita oofago del Coreide Gonocerus acuteangulatus GOEZE con otizie biologiche.- Boll. Lab. Zool. Gen. Agr. Portici, 29, 315-325.

- VIKTOROV, G.A.- 1960 a. Food specialisation in the Phasiinae and its importance for the population dynamics of the wheat bug Eurygaster integriceps PUT. (in Russian).- Proc. Eleventh Int. Congr. Entom., Vienna, vol. 2, 721-725.

1960 b. The method of calculating the effectiveness of egg- parasites of the noxious Pentatomid (Eurygaster integriceps PUT).- The noxious Pentatomid E. integriceps PUT. Collection of works of the Laboratory of Invertebrate Morphology (in Russian).- Akad. Nauk. SSSR, vol. 4, 120-124.

1962. Causes of the low numbers of Eurygaster integriceps PUT in some regions of Transcaucasia (in Russian).- Zool. Zh., 41 (1), 63-76.

1964. The food specialisation of the egg parasites of the noxious Pentatomid (Eurygaster integriceps PUT) and its significance for the diagnostics of species of the genus Asolcus NAKAGAWA = Microphanurus KIEFFER) (Hymenoptera, Scelionidae). (in Russian).- Zool. Zh., 43 (7), 1011-1025.

- VOEGELE, J.- 1960. Inventaire des espèces de Punaises des genres Aelia et Eurygaster existant au Maroc, basé sur l'étude du squelette génital.- Cah. Rech. Agron., 10, 5-26.

1961 a. Les punaises des céréales au Maroc. Possibilités d'obtention des oeufs à contre-saison.- Cah. Rech. Agron., 14, 7-26.

1961 b. Contribution à l'étude de la biologie des hyménoptères oophages des punaises des céréales au Maroc.- Cah. Rech. Agron., 14, 69-90.

1966. Biologie et morphologie de Graphosoma semipunctata FABRICIUS (Het. Pentatomidae).- Cah. Rech. Agron., 20, 43-102.

1969. Les hyménoptères parasites oophages des Aelia.- Al Awamia, 31, 323 pp.

1970. Les Aelia du Maroc et leurs parasites oophages.- Thèse Dr ès Sci., Fac. Sc., Orsay, 323 pp.

1972. Les Punaises des blés au Maroc.- Cah. Rech. Agron., 31, 53-63.

- VOEGELE, J. ; M. LARAICHI ; A. BENNIS ; M. BAGHAZ & M. GHANMI.- 1972. Lutte chimique contre la punaise du blé Aelia cognata FIEB. (Heteroptera, Pentatomidae).- Phyt. Phytoph., 21, 255-266.

- VOEGELE, J. & HAMIDOUCH, M.- 1973 a. Aspects de la compétition parasitaire chez les parasites oophages des Punaises des blés.- Entomophaga, 18 (3), 271-277.

- VOEGELE, J.- 1973 b. Compte-rendu d'une mission d'étude en U.R.S.S. sur les Trichogrammes et sur les possibilités d'une coopération de recherche scientifique avec établissement de conventions entre la station de lutte biologique d'Antibes et le V.I.Z.R. de Leningrad (non publié).

- VOELKEL, H.- 1924. Zur biologie und bekampfung des khoprakafer Trogoderma granarium EVERTS.- Arb. Biol. Anst. Land. Forstw. Berl., 13, 129-172.

- VODJANI, S.- 1954. Contribution à l'étude des Punaises des Céréales et en particulier d'Eurygaster integriceps PUT. (Hemiptera, Pentatomidae, Scutellerinae).- Ann. Epiphyties, 2, 105-160.

1961. Bio-ecology of some Eurygaster species in Central California (Pentatomidae-Scutellerinae).- Ann. Ent. Soc. Amer., 54 (4), 567-578.

- VINSON, S.B. & LEWIS, W.J.- 1965. A method of host selection by Cardiochiles nigriceps.- J. Econ. Ent., 58, 869-871.

- VINSON, S.B.- 1967. Source of a substance in Heliothis virescens (Lepidoptera : Noctuidae) that elicits a searching response in its habitual parasite Cardiochiles nigriceps (Hym. Braconidae).- Ann. Ent. Soc. Am., 61, 8-10.

- WALKER, P.- 1943. Encyrtus gargaris n. sp.- Ann. & Mag. Nat. Hist., 12, p.47.

- WATERSTON, J.- 1915. Ooencyrtus pacificus, a new egg parasite from FIJI.- Bull. Ent. Res. London, 6, 307-310.

1916. Notes on african Chalcidoïdea.- Bull. Ent. Res. London, 6 (4), 413-423.

- WEBSTER, F.M. & PHILLIPS, W.J.- 1912. The spring grain-aphis or "green bug".- Bull. U.S. Bur. Ent., 110, 1-153.

- WHEELER, E.W.- 1923. Some Braconids parasitic on Aphids and their life history.- Ann. Ent. Soc. Amer., 16, 1-29.

- WILBERT, H.- 1964. Das Ausleseverhalten von Aphelinus semiflavus HOWARD und die Abwehrreaktionen seiner Wirte (Hymenoptera, Aphelinidae).- Beitr. Ent., 14, 159-219.

- WILLARD, H.F.- 1927. Parasites of the pink bollworm in Hawaï.- Tech. Bull. U.S. Dep. Agric., 19, 15 pp.

- WILLARD, H.F. & BISSELL, T.L.- 1930. Parasitism of the Mediterranean fruit fly in Hawaï, 1922-24.- Circ. U.S. Dep. Agric., n° 109.

- WILLIAMS, L.T.- 1916. Notes on the egg parasites of the Apple Tree Tent. Caterpillar (Malacosoma americanum).- Psyche, Boston, Mass, 23 (5), 148-153.

- WILLIAMS, J.R.- 1951. Oviposition behaviour of Nemeritis.- Proc. R. ent. Soc. Lond., A, 26, 40-58.

- WILSON, F. & WOOLCOCK, L.T.- 1959. Temperature determination of sex of a parthenogenetic parasite, Ooencyrtus submetallicus HOW. (Hymenoptera : Encyrtidae).- Aust. J. Zool., 8 (2), 153-168.

1960 a. Environmental determination of sex in a parthegenetic parasite.- Nature, 4718, 99-100.

1960 b. Temperature determination of sex in a parthenogenic parasite Ooencyrtus submetallicus HOWARD (Hym. Encyrtidae).- Aust. J. Zool., 8 (2), 153-169.

- WILSON, F.- 1962.- Sex determination and gynandromorph production in aberrant and normal strains of Ooencyrtus submetallicus HOW. (Hymenoptera : Encyrtidae).- Austr. J. Zool., 10 (3), 349-359.

- WISHART, G.- 1938. Some observations on the effect of temperature on the sex ratio of a hymenopterous parasite Chelonus annulipes WESM.- Rep. Ent. Soc. Ontario, 69, 85-87.

- WYATT, G.R. ; LOUGHHEED, T.C. & WYATT, S.S.- 1956. The chemistry of insect hemolymph of the silkworm, Bombyx mori, and twoother species.- J. Gen. Physiol., 39, 853-868.

- WYATT, G.R.- 1961. The biochemistry of insect hemolymph.- Ann. Rev. Ent., 6, 75-102.

- WYLIE, H.G.- 1970. Oviposition restraint of Nasonia vitripennis (Hymenoptera : Pteromalidae) on hosts parasitized by other Hymenopterous species.- Can. Entomologist, 102 (7), 886-894.

- YAMVRIAS, C.- 1967. Quelques observations sur les pentatomides des céréales et leur parasitisme en 1965.- Annls. Inst. Phytopath. Benaki, 8 (2), 74-77.

- YOUNG, W.C. & PLOUGH, N.H.- 1926. On the sterilisation of Drosophila by high temperature.- Biol. Bull., 51, 189-197.

- ZIEGLER, H.- 1968. La sécrétion du Nectar.- Traité de Biologie de l'Abeille, MASSON & CIE, Tome III, p. 218-248.

- ZWOLFER, W.- 1930. Beiträge zur Kenntsnis der Schädlingsfauna Kleinasiens. I. Untersuchungen zur Epidemiologie der getreidewanze Eurygaster integriceps PUT. (Hemipt. Het.).- Z. angew. Ent., 17, 227-252.

1932. Methoden zur regulierung von temperatur und luftenchtigkeit.- Ang. Ent., 19 (4), 498-513.